

N° D'ORDRE

43

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE LYON

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

G. KIMPFLIN

Préparateur à la Faculté des Sciences.

1^{re} THÈSE. — ESSAI SUR L'ASSIMILATION PHOTOCHLOROPHYLLIENNE
DU CARBONE.

2^e THÈSE. — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

Soutenues le 24 Juillet 1908, devant la Commission d'examen

MM. GÉRARD. *Président.*

DUBOIS. } *Examineurs.*
RICHE }

LYON

A. REY, IMPRIMEUR-ÉDITEUR DE L'UNIVERSITÉ

4, RUE GENTIL, 4

1908

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE LYON

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

G. KIMPFLIN

Préparateur à la Faculté des Sciences.

1^{re} THÈSE. — ESSAI SUR L'ASSIMILATION PHOTOCHLOROPHYLLIENNE
DU CARBONE.

2^e THÈSE. — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

Soutenues le 24 Juillet 1908, devant la Commission d'examen

MM. GÉRARD. . . . *Président.*
DUBOIS. . . . } *Examineurs.*
RICHE }



LYON

A. REY, IMPRIMEUR-ÉDITEUR DE L'UNIVERSITÉ

4, RUE GENTIL, 4

1908

UNIVERSITÉ DE LYON

FACULTÉ DES SCIENCES

Doyen

M. DEPÉRET, *, I. ☉.
Correspondant de l'Institut.

Assesseur

M. VIGNON, I. ☉.

Professeur honoraire

M. LAFON, *, I. ☉.

Professeurs

MM. ANDRÉ, O. *, I. ☉. *Astronomie physique.*
Correspondant de l'Institut et du Bureau des Longitudes.
BARBIER, *, I. ☉. *Chimie générale.*
GOUY, *, I. ☉. *Physique.*
Correspondant de l'Institut.
GÉRARD, *, I. ☉, ☼. *Botanique.*
DUBOIS, *, I. ☉. *Physiologie générale et comparée.*
DEPÉRET, *, I. ☉. *Géologie.*
Correspondant de l'Institut.
KOEHLER, I. ☉. *Zoologie.*
OFFRET, I. ☉. *Minéralogie théorique et appliquée.*
VIGNON, I. ☉. *Chimie appliquée à l'industrie et à l'agriculture.*
FLAMME, I. ☉. *Mathématiques appliquées.*
VESSIOT, I. ☉. *Mathématiques pures.*
LE VAVASSEUR, I. ☉. *Calcul différentiel et intégral.*

Professeurs adjoints

MM. VAUTIER, I. ☉. *Physique.*
RIGOLLOT, I. ☉. *Physique industrielle.*
COUTURIER, I. ☉. *Chimie appliquée.*

Professeur adjoint honoraire

M. AUTONNE, *, I. ☉, Ingénieur en chef des Ponts et Chaussées
à Châteauroux.

Chargés de cours et Maîtres de conférences

MM. RICHE, I. ☉. *Géologie.*
COUVREUR, I. ☉. *Physiologie.*
RAY, A. ☉. *Botanique.*
BÉNARD, A. ☉. *Physique.*
CHANTRE, *, I. ☉, ☼. *Anthropologie.*
VANEY, A. ☉. *Zoologie.*
GRIGNARD, I. ☉. *Chimie générale.*
MERLIN *Astronomie.*
MEUNIER A. ☉. *Technologie des industries chimiques.*
CONTE, A. ☉. *Zoologie appliquée et Zootechnie.*
BEAUVERIE, A. ☉. *Botanique agricole.*
ROMAN, A. ☉. *Géologie et minéralogie agricoles.*
CHIFFLOT, I. ☉. *Géographie botanique.*
WIERNBERGER, A. ☉. *Mathématiques générales.*

Secrétaire

M. BAYLE, I. ☉.

A MON PÈRE

A MA FEMME

A MA SŒUR

ESSAI
SUR
L'ASSIMILATION PHOTOCHLOROPHYLLIENNE
DU CARBONE

INTRODUCTION

Elle n'est pas nouvelle la question de la fixation et de l'organisation du carbone par les végétaux verts.

Sans doute, il n'y a guère plus d'un siècle qu'elle a acquis une certaine indépendance et qu'elle s'est fait une place à part dans le vaste problème de la nutrition des plantes.

Pour tout dire, elle est encore jeune; mais tant de travaux, tant de recherches, tant de mémoires, tant de volumes, tant de publications diverses ont vu le jour qui se sont appliqués à l'éclaircir qu'il semble bien que tout ait été dit sur son compte.

Les végétaux verts placés à la lumière absorbent de l'anhydride carbonique, rejettent de l'oxygène; c'est un fait d'expérience. Avec le carbone ainsi emprunté à l'air ils construisent, dans le milieu aqueux des parenchymes, des molécules hydrocarbonées, en général, de l'amidon apparaît dans les feuilles; autre fait d'expérience.

Grâce à la radiation lumineuse, convenablement transformée par les feuilles, les végétaux verts fabriquent donc des molécules carbonées: fait unique dans l'énergétique biologique.

« Au lieu d'être des destructeurs d'énergie potentielle chimique, ils en sont des créateurs. Ils édifient au moyen des matériaux inertes et simples que leur offre l'atmosphère et le sol, les principes immédiats qui remplissent leurs cellules. Leur fonctionnement vital forme par synthèse des réserves, des hydrates de carbone (sucres et féculents), des graisses, des matières azotées albuminoïdes, c'est-à-dire, précisément les trois principales catégories d'aliments utilisés par les animaux¹. »

Mais par quel mécanisme s'élaborent les hydrates de carbone, quels sont les stades de cette élaboration, quelles sont dans cette synthèse naturelle les forces mises en œuvre, quels matériaux sont employés par les plantes ; et ce transformateur d'énergie qu'est la chlorophylle, comment agit-il ? Voilà le problème. Problème complexe.

Qui peut dire ce qui adviendrait si les végétaux cessaient de fabriquer des hydrates de carbone. Sans hydrocarbures, plus de plantes ; sans plantes, plus d'animaux. Alors, c'est donc que cette synthèse est une des clefs de voûte du monde vivant.

Sans doute les plantes n'ont pas le monopole de cette fabrication. Les chimistes eux aussi savent, partant d'éléments simples, faire des hydrocarbures ; mais leur procédé est-il celui des plantes ? ou bien celles-ci gardent-elles le secret d'un processus à elles ?

Pénétrer ce secret : voici la question. Question grandiose.

Elle emprunte à toutes les spécialités scientifiques et toutes s'enrichissent de ses emprunts.

Par les matériaux de son étude elle est du domaine de la botanique, mais par ses procédés d'investigation autant que par les concours qu'elle réclame, elle appartient à toutes les branches de la science.

« Par sa singularité — dit très bien M. le professeur Gé-

¹ Dastre, *la Vie et la Mort*, Paris, 1903.

rard¹ — la fixation de ce corps, emprunté à l'air, a su attirer l'attention tout à la fois des botanistes micrographes, des physiologistes et des chimistes. Les plus grands noms de la science se sont rencontrés dans son étude. »

S'il était besoin de démontrer l'intérêt qui s'attache à une question aussi capitale, quelle preuve plus éclatante en pourrait-on donner que cette diversité des esprits qu'elle a sollicités et que cette abondance des travaux qu'elle a suscités.

Je n'attends donc pas le reproche de m'être attardé à une question oiseuse et sans intérêt mais bien plutôt celui d'avoir trop présumé de mes forces et de m'être par avance condamné à l'insuccès en cherchant à fouiller un sol qui déjà avait été retourné en tous sens par tant d'esprits incomparables.

Pour expliquer cette synthèse et sa mécanique chimique des théories nombreuses ont été présentées. Celle de Baeyer qui n'est ni la plus ancienne ni la plus récente a pour elle le mérite d'une conception chimique simple; elle réunit sans doute la majorité des suffrages.

Pourtant, le méthanal (H-COH) existe-t-il véritablement dans les plantes vertes? Sur ce point la controverse n'est pas close; même quelques bons esprits mettent en doute *a priori* la possibilité de sa présence dans les végétaux vivants. Ce petit coin de la question a fait l'objet de mes premières investigations.

Un doute s'est élevé récemment sur le point de savoir si, comme on le pense généralement, il existe une relation de cause à effet d'une part entre la présence de la chlorophylle et l'absorption de l'anhydride carbonique, d'autre part entre l'absorption de l'anhydride carbonique et le dégagement d'oxygène, à la lumière; ou bien si chacun de ces faits est l'expression d'opérations distinctes dans leur origine comme dans leur

¹ R. Gérard, *De l'alimentation des plantes*. (Discours prononcé à la séance de rentrée de l'Université de Lyon, 3 novembre 1900.)

but physiologique et si là où l'on croyait tenir une relation nécessaire on n'était pas simplement en présence d'une concomitance fortuite.

L'étude des plantes décolorées ou panachées (*Acer negundo* L., *Arundo Donax* L., etc.) m'a paru susceptible d'apporter ici un document intéressant et c'est dans ce but que j'ai entrepris des recherches sur les échanges gazeux de ces plantes.

Chemin faisant j'ai mis en évidence que la lumière ne déclanche pas instantanément la fonction chlorophyllienne et aussi que celle-ci persiste pendant quelque temps après que la cause extrinsèque de sa manifestation a cessé d'agir.

Le mode d'action de la lumière et de la chlorophylle, ainsi que le dégagement constaté d'un hydrocarbure m'ont suggéré quelques vues purement *théoriques* et qui n'ont pas la prétention de sortir du domaine des hypothèses.

Les règles de la méthode des sciences expérimentales si magistralement formulées par Bacon¹ ont guidé toutes mes recherches et si le succès n'a que médiocrement couronné mes efforts, qui donc en sera surpris ; après les travaux de tant de savants autorisés, en pouvait-il être autrement ?

Je dois à la vérité de dire qu'en abordant une question aussi délicate, pas un seul instant je n'ai eu la pensée que je fusse à même de la résoudre ; mon but a été seulement d'apporter une contribution à la connaissance de quelques points particuliers. Peut-être ai-je trop facilement cédé à la tentation d'embrasser la question dans une vue d'ensemble. Ces vues synthétiques plaisent à notre esprit amoureux d'ordre et de concepts simples. Je ne me fais pas illusion sur leur valeur. Des théories ont passé, des théories passeront ; mais à travers les théories qui passent quelque chose subsiste : ce sont les faits bien observés.

Toute mon ambition serait d'avoir manifesté quelques capacités d'observation.

¹ Bacon, *Instauratio magna. Novum organum*, 1620.

Qu'on me pardonne de m'être laissé prendre au mirage d'un problème séduisant et qu'il me soit permis de reprendre pour mon compte et d'écrire ici tout au long, pour servir d'introduction à mon travail, la parole de La Bruyère :

« Tout est dit, et l'on vient trop tard depuis plus de sept mille ans qu'il y a des hommes et qui pensent. »

*
**

Mais avant d'aborder mon sujet, j'ai le devoir particulièrement agréable de remercier ici mes maîtres de l'Université de Lyon.

M. le doyen Depéret n'a pas été pour moi seulement l'éminent professeur de géologie qu'il est pour tout le monde mais encore un guide sûr dont les conseils et les encouragements ont grandement contribué à me donner cette force de persévérance sans laquelle il n'y a pas de succès. Je suis fier de l'intérêt dont il a bien voulu m'honorer et je lui en exprime toute ma reconnaissance.

M. le professeur R. Gérard, dans le laboratoire duquel ce travail a été conçu et exécuté, m'a accueilli, il y a longtemps déjà avec une bienveillance qui ne s'est jamais démentie. Ce ne sont pas seulement les ressources admirables du Parc de la Tête-d'Or qu'il a mises à ma disposition mais celles plus inépuisables de sa bonté. Je me félicite d'avoir été l'élève d'un maître aussi excellent et j'inscris au nombre des dettes imprescriptibles celle de la reconnaissance que je lui dois.

Un accueil non moins sympathique et non moins bienveillant m'a été réservé dans son laboratoire par M. le professeur Raphaël Dubois, et je suis heureux de pouvoir lui en exprimer ici toute ma gratitude.

En janvier 1907, dans une note préliminaire à la Société de biologie, M. R. Dubois a publié des expériences et des idées personnelles sur un point particulier de la question chlo-

rophyllienne. J'ai été amené naturellement à discuter ces idées.

La haute impartialité scientifique dont je puise journellement l'inspiration à ses leçons magistrales, m'est un sûr garant qu'il ne me tiendra pas rigueur s'il s'est produit dans l'interprétation de résultats expérimentaux, dont l'exactitude a été contrôlée par diverses personnes, quelques divergences de vue d'ordre *purement théorique*.

Ce ne sont pas seulement les maîtres dont j'ai plus spécialement suivi l'enseignement, qui resteront dans ma mémoire comme un souvenir impérissable; mais encore tous ceux à qui je dois un peu du peu que je sais : M. le professeur Gouy, M. le professeur Kœhler, MM. Riche, Couvreur, Ray, Bénard, Grignard, Vaney, et je serais ingrat d'oublier mes anciens professeurs de l'Ecole supérieure des sciences d'Alger : MM. Thévenet, Maige, Müller, Thomas.

La bonne amitié que me témoigne depuis longtemps M. Chiffot, l'intérêt qu'il a bien voulu porter à mes recherches et l'empressement qu'il a mis à m'obliger en toutes circonstances, ont grandement contribué à me rendre le travail facile.

L'amabilité de MM. Beauverie et Faucheron a achevé enfin de me rendre agréable le séjour que j'ai fait dans le laboratoire de botanique.

Je dois aussi bien des remerciements à tous mes aimables correspondants, au premier rang desquels je m'honore de compter l'illustre professeur Guignard, membre de l'Institut, M. Lütz (Paris), M. Belzung (Paris), M. le professeur Pollacci (Pavie), M. le professeur Treub (Buitenzorg-Java), M. Nastukow (Moscou), M. Averkijev (Ekaterinoslaw), M. Bokorny (Münich), M. Hansen (Giessen), M. Putz (Passau).

HISTORIQUE

La question de la photosynthèse est née le jour où l'on découvrit que les végétaux verts placés à la lumière dégagent de l'oxygène. Elle ne fut pas abordée à ce moment, mais dès cette époque elle était virtuellement posée. Sans cette découverte, ce chapitre particulier qui est aujourd'hui l'un des plus intéressants de la physiologie végétale n'aurait jamais été ouvert.

Le carbone emprunté à l'anhydride carbonique de l'air s'organise dans la plante et, s'unissant à l'eau ou aux substances qui montent du sol à travers les vaisseaux de la racine et de la tige, évolue en matières hydrocarbonées ou albuminoïdes ; c'est notre conception moderne des choses.

Jusqu'à la première moitié du ^{xix}^e siècle, les botanistes ne l'entendaient pas ainsi. Leurs doctrines différaient totalement des nôtres ; on ne saurait les passer sous silence et l'histoire en est d'autant plus tentante qu'elle est un plus bel exemple de l'évolution des idées sous l'empire de la recherche expérimentale.

Première période. — Les anciens — et leurs idées prévalurent jusqu'à Liebig — pensaient que les plantes se nourrissaient de matériaux organiques à l'aide desquels elles élaboraient leur propre substance. Ces matériaux, la plante les puisait dans la terre et le rôle important, capital, exclusif même, appartenait à cette mince pellicule qui forme sa surface faite

de débris hétérogènes, chimiquement indéfinis, variables avec les temps et les lieux et qu'on nomme *humus*.

Dans une pareille conception la plante absorbe le carbone à l'état organique, elle reçoit du dehors des hydrocarbures tout formés; il n'est donc pas question pour elle de les élaborer synthétiquement à partir de leurs éléments constitutifs simples C. H. O.

Même, si l'on remonte un peu loin dans l'histoire de la botanique, c'est trop de dire que les plantes élaborent leur propre substance à la faveur de l'humus.

Pour ARISTOTE, ce rôle ne leur appartient pas. L'absence d'*anima* intelligente leur défend de discerner ce qui est propre ou impropre à leur nourriture. C'est la terre qui fait ce travail; c'est elle qui prépare dans son sein les substances nutritives et elle les présente à la plante dans un état tel, qu'elles peuvent être immédiatement absorbées, assimilées et qu'elles contribuent sans autre transformation au développement de la plante.

Poussée à fond, la théorie d'ARISTOTE conduit sans doute à attribuer à la terre inerte cette *anima* intelligente qu'il refuse à la plante vivante; mais l'intérêt de sa conception n'est pas là, il est dans ce qu'elle a d'exact, car quelque chose est exact dans les vues d'ARISTOTE.

N'a-t-on pas mis en évidence l'existence de microbes qui transforment dans la terre les substances azotées organiques en sels ammoniacaux, nitrites et nitrates solubles et absorbables,

Il se passe quelque chose dans la terre, et ce quelque chose se produit pour les plantes.

J'entends bien que ce sont d'autres végétaux : algues unicellulaires, bactéries qui font ce travail et non la terre elle-même.

J'entends aussi que ce travail n'est pas tout pour la plante, que même il n'est rien pour l'assimilation du carbone; mais il se passe quelque chose : voilà le fait. ARISTOTE est sans doute bien excusable de n'en avoir pas rapporté la cause aux

microbes et ceci reste comme la pierre précieuse qu'il a enchâssée dans la mosaïque scientifique.

Tous les disciples d'ARISTOTE ont partagé sa manière de voir et CÉSALPIN¹ lui-même qui, par ailleurs, fit preuve d'originalité reproduit fidèlement les idées du maître sur la nutrition des plantes.

Avec YUNG, la question fait un pas, davantage même. YUNG admet que les racines exercent une action sélective sur les éléments du sol et que les plantes ont des excréments.

Voilà du nouveau ; car qui dit sélection, dit activité : la plante n'est donc plus un être purement passif, et si elle excrète quelque chose cela ne va pas sans une cuisine chimique préalable qui a nécessairement son siège en elle.

Mais voici qu'avec VAN HELMONT (1577-1644) la méthode expérimentale fait son apparition. Pour VAN HELMONT la substance dont sont constituées les plantes est empruntée à l'eau et rien qu'à l'eau et il le démontre : « VAN HELMONT mit dans un réceptacle une certaine quantité de terre, qui, soumise à une dessiccation complète, pesait 200 livres, il y planta une branche de saule du poids de 5 livres ; le pot qui renfermait la terre fut protégé contre la poussière au moyen d'un couvercle, et son contenu fut journellement arrosé d'eau de pluie. Au bout de cinq ans, le saule avait grandi et s'était développé ; son poids s'était accru de 164 livres et une nouvelle dessiccation permit à l'expérimentateur de constater que la terre renfermée dans le pot ne pesait que 2 onces de moins qu'au début.

VAN HELMONT conclut de ses observations à ce sujet que l'accroissement de poids considérable de la plante était dû entièrement à l'eau et par conséquent que les matériaux de la plante bien que distincts de l'eau proviennent de celle-ci². »

L'expérimentation est un outil délicat, du temps s'écoulera

¹ La bibliographie est réunie par ordre alphabétique de noms d'auteurs, page 137.

² *Histoire de la Botanique du XVI^e siècle à 1860*, par Julius von Sachs, traduction de Henri de Varigny, Paris, 1892.

encore avant que l'on apprenne à le manier avec art. N'empêche que cette tentative est un essai remarquable d'une *minéralisation* de la nutrition des plantes. C'est le premier jalon sur la voie que nous cherchons.

Après lui il devait appartenir à MALPIGHI (1628-1694) d'apporter, concurremment avec GREW et dans une série de travaux dont la publication par les *Proceedings of the royal Society* s'échelonne entre 1670, et 1700 une intéressante contribution à la physiologie de la nutrition et d'émettre une idée nouvelle et féconde. Cette idée c'est que les feuilles jouent un certain rôle dans la nutrition de la plante. La chose nous paraît assez naturelle ; l'idée n'en était pas moins originale pour l'époque. Personne ne s'était avisé jusque là qu'il put échoir aux feuilles une autre destination que celle de parer la plante et de protéger les bourgeons, les fleurs et les fruits.

Ce ne sont pas des vues de l'esprit mais des expériences qui guident MALPIGHI : il emploie cette méthode, à la fois si simple et si fertile en physiologie, qui consiste à retrancher un organe pour juger de sa fonction. Il opère sur les cotylédons — non sans avoir préalablement remarqué que ceux-ci sont de véritables feuilles — et il constate qu'en les sectionnant la *plumule* (gemmule) ne se développe pas. Les feuilles *élaborent* donc les sucs nourriciers. De la terre, à travers le corps de la plante, les liquides bruts montent jusqu'à elles ; et, en même temps qu'il s'établit une sorte de transpiration, ces liquides sont transformés, sous l'action du soleil, en produits directement utilisables pour le développement de la plante.

La feuille n'est pas encore un *transformateur* ; c'est le soleil qui agit et elle n'intervient pas activement dans cette action, mais déjà elle apparaît comme un organe où s'accomplissent des transformations importantes pour la vie et le développement de la plante.

Le premier aussi MALPIGHI proclame la nécessité de l'air pour la respiration des plantes ; sans cependant que la notion

d'échanges gazeux se montre clairement dans son esprit. Cela n'est d'ailleurs pas pour nous surprendre puisque une centaine d'années doit encore s'écouler avant que soient connus l'oxygène et l'acide carbonique.

MARIOTTE (x-1684) a présenté sur le sujet quelques observations intéressantes. Ces observations que l'auteur a consignées en 1679 dans une lettre à LANTIN se rapportent aux phénomènes chimiques de la nutrition ; elles procèdent de la méthode *a priori*. MARIOTTE, à qui l'expérimentation n'était pourtant pas inconnue puisque après tant d'années sa loi de variation de volume des gaz en fonction de la pression apparaît encore, sinon comme un monument d'exactitude scientifique, du moins comme un modèle d'investigation expérimentale, MARIOTTE, en physiologie végétale, se contente de raisonner, avec une logique d'ailleurs admirable, sur des faits connus ; mais sans apporter aucune découverte nouvelle basée sur l'expérience.

La lettre en question débute par un exposé de ce que nous appellerions la loi des combinaisons des corps. MARIOTTE y expose comment les « *principes grossiers* » sont constitués de substances plus simples (phlegme, esprit des sels, etc.) lesquels se trouvent unis par suite d'une attraction comparable à celle de la pesanteur ou à celle qu'exerce l'aimant sur le fer. Ce sont ces principes grossiers que l'auteur suppose exister dans les plantes et sur l'origine desquels il s'exprime : « Les atomes de l'air, une fois exposés à l'action de l'éclair, exhalent une odeur de soufre ; l'eau météorique les fait pénétrer dans le sol ; la racine les absorbe ensuite, mêlés à des parcelles de terre. Tous les végétaux, soumis à la distillation, produisent de l'eau à laquelle les chimistes donnent le nom de phlegme, des acides et l'ammoniaque ; le résidu de la distillation, une fois brûlé, se convertit en cendres ; celles-ci se composent à leur tour d'une matière terreuse insipide, insoluble dans l'eau, et de sels fixes. Ces sels se distinguent les uns des autres par une combinaison qui varie suivant qu'il y a plus ou moins d'acides,

d'esprits ammoniacaux, ou d'autres principes inconnus que le feu ne volatilise pas.

Il est naturel de trouver ces principes dans les plantes, car les plantes tirent leur nourriture du sol qui contient les substances en question¹ ». Voilà pour la nutrition générale ; mais l'auteur se préoccupe aussi de ce que nous appellerions aujourd'hui les différences spécifiques : dans telle plante, on trouve tel corps que l'on ne trouve pas dans telle autre, par exemple : une huile, une essence, une résine, etc. Tous ces corps sont-ils présents dans la terre ? MARIOTTE n'en croit rien et il présente, pour étayer son opinion, un raisonnement qui est dans la forme, de tous points comparable à celui par lequel LIEBIG devait plus tard triompher des partisans de l'humus.

Pour MARIOTTE, ces substances résultent des associations que les principes grossiers sont susceptibles de contracter entre eux et avec les corps les plus simples ; seulement il n'en conclut pas que ce sont là les produits de l'activité végétale mais, au contraire, que tous ces corps sont semblables entre eux, car, dit-il, s'ils étaient de nature différente, ils devraient tous se trouver réunis dans la terre. Il raisonne, conclut logiquement ; mais les prémisses sont fausses.

Un autre problème fascine les contemporains de MARIOTTE, c'est celui de la circulation de la sève. MARIOTTE lui-même et MALPIGHI aussi l'ont abordé. HALES, dont nous parlerons bientôt, a exposé ses vues sur le sujet ; d'autres enfin, dont les noms n'ont pas acquis la même célébrité : MAJOR, Claude PERRAULT, MAGNOL, TONGE, Martin LISTER, lui ont consacré toute leur attention, bataillant pour ou contre, sans profit aucun pour la connaissance de la nutrition.

Bien avant qu'il existât une biologie générale, on aimait à établir ainsi des rapprochements, à trouver des analogies entre les animaux et les végétaux ; or, c'est précisément l'époque où l'on discute avec passion la théorie de HARVEY ; aussi, le souci

¹ Cité d'après Sachs, *Histoire de la Botanique*.

de la découverte d'une loi générale n'était-il pour rien dans le rapprochement en question. On cherchait seulement à démontrer la réalité d'un fait par l'existence d'un autre, et tous les auteurs qui tiennent pour la circulation de la sève ne manquent pas d'en conclure à la circulation du sang. Au milieu d'eux, le célèbre botaniste JOHN RAY (1628-1705) observait l'action de la lumière sur la coloration des végétaux et ouvrait ainsi un chapitre plein de promesses pour l'avenir ; cependant que WOODWARD et BEALE reconnaissaient que l'eau absorbée par les plantes s'évapore par les feuilles : découverte d'une haute importance, mais dont ils ne surent tirer aucun parti.

A leur suite, l'allemand Christian WOLFF est le plus grand nom que l'on puisse citer. Ses travaux, tant sur la chimie de la nutrition que sur la présence d'air à l'intérieur des plantes en font un précurseur de Hales.

Stephen HALES (1677-1761) est un esprit encyclopédique ; il a fait le tour de la science de son époque et sa botanique s'en ressent. Les vues synthétiques le préoccupent beaucoup, et il sait mettre une imagination de philosophe au service d'un talent scientifique très réel.

Il cherche une loi générale dans laquelle puissent entrer toutes les actions et réactions de l'univers ; il croit l'avoir trouvée dans une sorte d'antagonisme entre l'attraction de la matière — il est le contemporain de Newton — et l'élasticité. Les particules élastiques passent par attraction à l'état de particules solides et celles-ci se retransforment en celles-là par l'effet de leur élasticité retrouvée ou conservée. Cela lui suffit à expliquer le métabolisme végétal, fragment de l'univers.

Ce sont ces vues qui séduisirent sans doute ses contemporains beaucoup plus que le fond de ses travaux qui n'est pas négligeable.

Buffon, en abordant la traduction de ses *Statical Essays*, écrivait : « La première fois que j'ai lu les ouvrages de M. HALES, je me suis aperçu qu'ils valoient bien la peine d'être relus » ; cela reste vrai.

Hales a eu le souci de mettre en évidence la pénétration de l'air dans la plante ; les titres mêmes de plusieurs de ses chapitres en témoignent : Chapitre V, « Expériences qui prouvent qu'une quantité considérable d'air est tirée par les plantes » ; Chapitre VI, « Expériences chymico-statiques pour tâcher de faire l'analyse de l'air et pour connoître au juste la grande quantité d'air qui est contenue dans les substances animales, végétales et minérales, et juger de la grande liberté avec laquelle il reprend son élasticité lorsque, dans la dissolution de ces substances, il s'en trouve séparé. »

Il lui revient aussi le mérite d'avoir soupçonné l'importance de l'air. L'idée que l'air entre pour quelque chose dans la nutrition de la plante est clairement en germe dans son œuvre. Voici comment il s'exprime sur ce sujet au chapitre de la végétation :

« Nous trouvons par l'analyse chymique des végétaux, qu'ils sont composés de soufre, de sels volatils, d'eau, de terre et d'air ; ces quatre premiers principes agissent les uns sur les autres par une forte puissance d'attraction mutuelle, et l'air que je regarde comme le cinquième principe, est doué de cette même puissance d'attraction lorsqu'il est dans un état fixe, mais il exerce la puissance contraire aussitôt qu'il change d'état car, dès lors, il repousse avec une force supérieure à toutes les forces connues. Tout se fait donc dans la nature par la combinaison de ces cinq principes, par leur action et réaction réciproque. Les particules aériennes actives servent à conduire à sa perfection l'ouvrage merveilleux de la végétation ; elles favorisent par leur élasticité l'agrandissement des parties ductiles ; elles aident à leur extension ; elles donnent de la vigueur à la sève, elles la vivifient ; et en se mêlant avec les autres principes qui attirent et réagissent, elles font naître une chaleur douce, et un mouvement favorable qui façonne peu à peu les particules de la sève et qui les change enfin en particules, telles qu'il les faut pour la nutrition ; car une nourriture tendre et humide est aisément disposée par une chaleur

douce et un mouvement tempéré, à changer de forme et de contexture ; les mouvements intestins rassemblant les particules homogènes, et séparant les particules hétérogènes. (*Newton Optique*, qu. 31.) La somme des effets de la puissance attractive de ces principes agissans et réagissans, est dans la nutrition, supérieure à la somme des effets de leur puissance répulsive ; ainsi, l'union de ces principes devient toujours plus intime, jusqu'à ce qu'ils aient formé des particules d'une consistance assez grande pour les rendre visqueuses et propres à la nutrition ; c'est de ces particules qu'est composée la substance même des végétaux, et que leurs parties les plus solides se forment après avoir laissé échapper la véhicule acqueux, plus ou moins promptement, selon les différens degrés de la cohésion de ces principes rassemblés¹ ».

Cette citation, un peu longue peut-être, donne une idée bien exacte de la conception de Hales ; elle était d'autant plus utile à connaître que l'on peut considérer les travaux du savant anglais comme marquant la fin de cette première période pendant laquelle les larges vues échappent à une physiologie végétale tributaire d'une physique et d'une chimie sans grandeur.

On objectera sans doute que cette élasticité aérienne pétrissant la matière, la soufflant ou bien la dégonflant gâte tout. Ce sont vues théoriques et les vues théoriques ne sont que les habits de cérémonie de la science.

Celles-ci ne sont plus de mise, non plus que le jabot ou la manchette de dentelle ; mais il y a tout de même un fait : celui de la pénétration de l'air dans la plante. C'est ici qu'il faut chercher le progrès et cela suffira à orienter dans la bonne voie les recherches à venir.

Le mouvement scientifique qui s'arrête ici est apparu à beaucoup comme une réaction contre la doctrine aristotélicienne.

¹ Hales, *la Statique des Végétaux*, traduit par M. de Buffon, Paris, 1735.

Peut-être, en effet, peut-on l'envisager ainsi ; mais peut-être aussi ne serait-il pas très osé de le considérer comme l'aboutissement normal et comme l'apogée de cette doctrine. Des faits ont été mis en lumière qui ne seront pas perdus. La science n'est pas faite de tronçons se superposant exactement par époques. Les semences des idées nouvelles sont jetées bien avant que le tronc des idées courantes soit éteint, les unes et les autres cheminent parallèlement et s'anastomosent à travers les âges. Il faut le recul du temps pour juger de la diversité des origines. Souvent des idées que l'on croit de la dernière heure sont déjà plusieurs fois centenaires.

Que voyons-nous ici ? Si la plante a cessé d'être l'individu passif d'Aristote, son mode de nutrition n'échappe pas moins complètement aux contemporains de HALES qu'au philosophe grec.

La plante emprunte au sol la matière organique : elle la transforme en elle ; cependant relisons MARIOTTE : Ce qui est dans la terre, dit-il en substance, se trouve aussi dans la plante : mais ceci se trouve dans la plante et ne saurait être dans la terre ce qui prouve que ceci ne diffère pas de cela sans quoi l'un et l'autre se trouveraient dans la terre. Qu'est-ce à dire, sinon que tout ce qui est dans la plante est aussi dans la terre. S'il est vrai que la plante soit le siège d'un travail chimique à la vérité très obscur, que ce travail s'accomplisse particulièrement dans la feuille (MALPIGHI) — encore HALES, n'en croyait-il rien — que l'air, que l'eau, que le soleil soient nécessaire à son développement la plante ne fabrique cependant rien et si elle élabore quelque chose de toute pièce, ce sont nous apprennent quelques auteurs les substances minérales ; car déjà la distinction est faite entre l'organique et le minéral et si négligeable qu'ait paru au plus grand nombre la place du minéral dans la plante, sa présence a été reconnue et il a fallu l'expliquer. Curieuse interversion des rôles qui veut que la plante emprunte précisément ce qu'elle fabrique et fabrique ce qu'elle emprunte.

C'est ici la fin d'un tronçon ou plus exactement le commencement de son déclin car pour quelque temps encore il restera le rempart des idées courantes. PFEFFER a bien raison de dire : « La théorie de l'humus, c'est-à-dire l'opinion que toutes les plantes doivent recevoir du dehors la nourriture organique, est un écho de la doctrine d'ARISTOTE..... »

« Quand la découverte de la décomposition de l'acide carbonique eut été établie avec certitude, on continua à admettre chez toutes les plantes l'assimilation de matière organique toute formée, jusqu'à ce que LIEBIG portât le coup mortel à la théorie. Les nombreux écrits de controverse, dont l'œuvre magistrale de LIEBIG suscita la publication, prouvent au moins à quel point la théorie de l'humus était un dogme enraciné¹. »

Cependant l'autre tronçon, le nôtre, celui de nos idées a déjà poussé des racines grêles mais profondes. « Dès le xvi^e siècle, BERNARD PALISSY, celui-là même qui s'est immortalisé comme céramiste et que les agronomes peuvent revendiquer comme un des plus distingués d'entre eux. BERNARD PALISSY professait ces idées toutes différentes, en avance de trois siècles : 1^o Que les cendres laissées par la combustion des plantes proviennent du sol ; 2^o Que pour entretenir la fertilité de la terre il faut lui restituer ce que les récoltes lui ont enlevé ; 3^o Que la principale valeur du fumier réside dans sa richesse en matières minérales². »

Deuxième période. — La deuxième période, dont on peut faire coïncider le début avec la fin du dix-huitième siècle, est toute entière celle de l'enfantement des idées actuelles.

Les faits vont s'accumuler sans que les savants qui les mettront en lumière prennent conscience de leur aboutissement ; ce n'est qu'en 1840 que de l'ensemble des faits jaillira un corps

¹ Pfeffer, *Physiologie végétale*, trad. Jean Friedel, Paris, 1905, t. I, p. 359.

² R. Gérard, *De l'alimentation des plantes*, p. 12.

de doctrine et il faudra quelques années encore pour que soit définitivement admise cette révolution dans les idées.

Charles BONNET de Genève et DUHAMEL DU MONCEAU sont les précurseurs de cette époque qui compta des savants justement illustres. Tous deux doivent figurer ici, moins par l'allure générale de leur œuvre que par le synchronisme de leurs travaux et de leur existence avec la vie et les travaux des savants qui ont bouleversé la conception antique de la nutrition végétale. A eux deux ils forment la transition.

BONNET (1720-1793) s'efforça avant tout d'élucider le rôle des feuilles. Ses recherches le conduisirent à ce résultat que les feuilles absorbent la rosée par leur face inférieure et l'amènent dans les rameaux et dans la tige. Cela n'était pas très heureux, il faut en convenir, mais de là à dire avec SACHS que ses travaux témoignent d'un manque absolu de réflexion et de sagacité, il y a de la marge. N'est-ce pas BONNET qui a montré que des feuilles vertes plongées dans de l'eau qui a été préalablement soumise à l'ébullition ne dégagent pas de bulles au soleil et aussi que des feuilles sèches — mortes, par conséquent — plongées dans de l'eau aérée dégagent des gaz au soleil ? L'erreur de sa conclusion : les feuilles n'ont aucune part active au phénomène, reste très instructive.

Ses *Essais sur le développement des plantes qui croissent dans une substance autre que la terre*, par l'idée qui les inspirait ne méritent pas non plus la sévérité dont SACHS fait preuve à leur égard. Mettons encore qu'il n'en ait pas eu la priorité, il n'en conserve pas moins le mérite d'avoir examiné consciencieusement la question et d'avoir montré que des végétaux peuvent croître et acquérir leur complet développement sans le secours de la terre. Sa méthode (il faisait ses cultures sur de la mousse) n'offre sans doute ni la rigueur, ni la perfection qui ont été atteintes depuis. C'était cependant cinquante ans avant que le coup de pioche ait été donné dans la théorie de l'humus, la voie de l'avenir qu'il indiquait.

DUHAMEL DU MONCEAU (1700-1781), dans son grand ouvrage

la Physique des arbres, présente par la confusion dont il témoigne une mise au point assez exacte de l'état de la question à cette époque. Ainsi, sans s'embarrasser de la contradiction, il continue à dire avec ARISTOTE que la plante tire sa nourriture toute préparée du sol, cependant qu'il affirme par ailleurs et en se basant sur l'expérience que l'eau ordinaire est pour elle un aliment complet.

Déjà nous avons vu l'anatomiste MALPIGHI et le physicien MARIOTTE apporter une importante contribution à la physiologie végétale ; avec PRIESTLEY et LAVOISIER, c'est maintenant le tour des chimistes. D'importantes découvertes en chimie se placent ici, le progrès en physiologie végétale n'en a été que le contre-coup.

Ces sauts brusques se produisent tantôt ici, tantôt là, tantôt dans une spécialité, tantôt dans une autre. Chaque spécialiste est frappé plus particulièrement par le progrès qui s'accomplit dans sa partie et par le profit qu'en tirent les autres branches ; cela l'incite à croire que la spécialité à laquelle il s'est consacré dirige le mouvement, et qu'elle est par conséquent la plus importante de toutes.

La vérité est toute autre. On ne peut mieux comparer la science qu'à un système de boules reliées les unes aux autres par des fils de caoutchouc. Si l'une des boules reçoit une impulsion en avant, toutes les autres sont agitées et toutes avancent ; mais de quantités inégales, variables avec la distance qui sépare initialement les diverses boules de la boule promotrice, variables avec l'élasticité des divers morceaux de caoutchouc, variables avec l'adhérence de la boule au point où elle était primitivement fixée ; même il arrive que l'une des boules dépasse celle à qui est dû le mouvement initial, et c'est elle alors qui l'entraîne en avant. Le nouvel état d'équilibre n'est pas atteint non plus sans une série d'oscillations en avant et en arrière.

PRIESTLEY et LAVOISIER ont imprimé un énergique mouvement à la boule chimie, le retentissement sur la boule bota-

nique en a été énorme; mais l'hypothèse de BAEYER est de 1870 et ce n'est qu'en 1889 que FISCHER¹ réalisa la synthèse des sucres à partir du méthanal; c'est la revanche de la boule botanique, c'est elle cette fois qui a pris la direction du mouvement.

La constitution des éléments primordiaux air et eau, échappait encore : LAVOISIER (1743-1794) en fit l'analyse et fit connaître en même temps les corps simples qui les composent : C, Az, H, O, bases de ces synthèses que les uns poursuivent dans leurs creusets, dont d'autres cherchent à surprendre le mécanisme intime de formation dans la nature. La connaissance de l'acide carbonique, de l'hydrogène, de l'air, est dûe à LAVOISIER; l'oxygène lui doit son nom, mais sa découverte appartient à PRIESTLEY : c'est son air déphlogistiqué. Qu'importe le nom, si nous savons ce qu'est la chose.

La théorie de la combustion respiratoire de LAVOISIER est trop connue pour que nous puissions nous y arrêter; son importance fut énorme, il est à peine besoin de le dire. Mais l'illustre chimiste avait eu aussi une claire vision de la nutrition minérale des végétaux comme en témoigne une pièce sans titre écrite de sa main en 1792 ou 1793 retrouvée et publiée par J. DUMAS et dont on peut lire le texte dans le cours d'agriculture de GRANDEAU.

Le problème de la nutrition gazeuse des plantes vertes a été nettement posé par PRIESTLEY (1733-1804). « Dans le cas où l'air expiré par la plante serait mieux composé que l'air atmosphérique, il suit que le phlogistique de l'air se trouverait retenu à l'intérieur de la plante et y servirait à l'œuvre de la nutrition; en revanche, les parties gazeuses qui s'échappent, étant débarassées de leur phlogistique, devraient acquérir un degré de pureté plus élevé. » Cet air très pur (déphlogistiqué), il reconnut qu'il est exhalé par une substance verte, recouvrant les ruisseaux ou les mares, que l'on appela tout d'abord

¹ Fischer, Bildung von Acrose aus Formaldehyd (*Ber. d. d. chem. Ges.*, XXII, 1, p. 988).

matière de Priestley et qui n'est autre chose qu'un mélange d'algues et de divers végétaux verts; ceci le conduisit à cette idée que la purification de l'air est due au *vert* végétal et il découvrit aussi que les parties vertes des végétaux aériens exhalent *parfois* cet air déphlogistiqué, mais sans préciser les conditions extrinsèques du phénomène. C'est le savant hollandais INGENHOUSZ (1730-1799) qui, à la même époque — la même année peut-être — remarqua que le dégagement d'oxygène est lié à la présence de la lumière et qu'il cesse à l'obscurité; c'est l'objet de son mémoire *Experiments upon vegetables* et c'est surtout dans son ouvrage *On the nutrition of plants* qu'il montra l'accord de ses idées avec les découvertes récentes de LAVOISIER.

Le dégagement d'oxygène, l'absorption de gaz carbonique, la relation que l'on soupçonne entre ce double phénomène, les facteurs dont il dépend; tout cela fut abordé par le naturaliste genevois SÉNEBIER (1742-1809). On lui attribue généralement — en France surtout — la plus grande part du progrès réalisé; il est certain cependant que INGENHOUSZ y a contribué pour une part au moins égale.

HANSEN¹ a dressé, de l'un et de l'autre, un parallèle qui n'est pas à l'avantage de SÉNEBIER et qu'il résume en ces termes :

I. BEDEUTUNG DER BLÄTTER :

Beide erkennen sie als Ernährungsorgane an.

II. EXHALATION DES SAUERSTOFFES.

Von Ingenhouss entdeckt.

Von Sénebier später beobachtet.

III. BEDINGUNGEN DER SAUERSTOFFABGABE.

Ingenhouss : Nur im Sonnenlicht.

Sénebier : Ingenhouss' Ansicht acceptirt.

IV. BEDEUTUNG DES SAUERSTOFFES.

Ingenhouss : Zersetzungsprodukt der Kohlensäure, später, aber richtiger als Sénebier.

¹ A. Hansen, *Geschichte der Assimilation und Chlorophyllfunction*. Habilitationsschrift der philosophischen Facultät der Universität, Würzburg, 1882.

Sénebier : Dieselbe Ansicht, früher aber unrichtiger als Ingenhouss.

V. AUFNAHME DER KOHLENSAURE :

Ingenhouss : Nur aus der Atmosphäre in Gasform durch die Blätter.

Sénebier : Aus dem Boden in wässriger Lösung durch die Wurzeln, zuweilen durch die Blätter, aber auch nur in wässriger Lösung.

VI. BEDEUTUNG DER KOHLENSAURE.

Ingenhouss : Alleinige Quelle des Kohlenstoffs.

Sénebier : Dasselbe nach Ingenhouss.

VII. ASSIMILATION DES KOHLENSTOFFES.

Ingenhouss : Wissenschaftliche Vorstellung, von der unsrigen nicht sehr verschieden, also wahrscheinlich der Realität einigermaßen entsprechend.

Sénebier : Primitive Vorstellung, sicher der Realität nicht entsprechend⁴.

⁴ I. SIGNIFICATION DES FEUILLES.

Tous deux les reconnaissent comme organe de nutrition.

II. DÉGAGEMENT D'OXYGÈNE.

Découvert par Ingenhouss.

Observé plus tard par Sénebier.

III. CONDITIONS DU DÉGAGEMENT D'OXYGÈNE.

Ingenhouss : seulement à la lumière solaire.

Sénebier accepte les vues d'Ingenhouss.

IV. SIGNIFICATION DE L'OXYGÈNE.

Ingenhouss : Produit de décomposition de l'acide carbonique, plus tard, mais plus exactement que Sénebier.

Sénebier : Les mêmes vues, plus tôt, mais moins exactement qu'Ingenhouss.

V. ADMISSION DE L'ACIDE CARBONIQUE.

Ingenhouss : Par les feuilles, uniquement, de l'atmosphère sous forme gazeuse.

Sénebier : Par les racines, du sol en solution aqueuse ; quelquefois par les feuilles, mais toujours en solution aqueuse.

VI. SIGNIFICATION DE L'ACIDE CARBONIQUE.

Ingenhouss : Source unique des substances carbonées.

Sénebier : Même conception qu'Ingenhouss.

VII. ASSIMILATION DU CARBONE.

Ingenhouss : Conception scientifique peu différente de la nôtre, donc répondant vraisemblablement, en quelque sorte, à la réalité.

Sénebier : Conception primitive ne répondant sûrement pas à la réalité.

Il ne paraît pas douteux qu'un peu de partialité s'est glissée dans cette comparaison. Si on ne savait pas que HANSEN professe actuellement à Passau, on serait tenté de croire qu'il fut le contemporain de SÉNEBIER. Tout n'y est même pas très exact : ce n'est pas INGENHOUSZ qui a découvert le dégagement d'oxygène, c'est PRIESTLEY. INGENHOUSZ n'a fait qu'en préciser les conditions.

Il faut cependant rendre cette justice à HANSEN, qu'il n'a pas créé la rivalité entre INGENHOUSZ et SÉNEBIER, car celle-ci existait déjà de leur temps.

Vers 1788, la polémique était vive entre les deux savants ; il suffit pour s'en convaincre de lire le premier chapitre du premier mémoire des *Expériences sur l'action de la lumière solaire dans la végétation*, où SÉNEBIER reproche vivement à INGENHOUSZ l'âcreté et le « fiel dont il inonde une foule de ses phrases ».

Cependant, l'abondance des expériences imaginées et réalisées par SÉNEBIER, oblige à reconnaître qu'il ne fut pas seulement le reflet d'INGENHOUSZ ; d'ailleurs, questions personnelles mises à part, l'accord n'était pas parfait entre eux. Le point qui les divisait surtout était celui des échanges gazeux à l'obscurité.

INGENHOUSZ prétendait que l'air était *méphitisé* par les plantes à l'obscurité, SÉNEBIER affirmait qu'il n'en était rien. Or, ce qui est curieux, c'est que les résultats expérimentaux de l'un concordent avec ceux de l'autre ; car on lit bien dans SÉNEBIER¹, qu'ayant expérimenté sur un oignon de Narcisse² et ayant éprouvé l'air de son récipient après l'expérience, par le moyen de l'air nitreux « en mêlant une mesure de l'un avec une mesure de l'autre », le mélange avait été réduit de 1,01 après exposition au soleil, de 1,05 après exposition sous un corps

¹ Sénebier, *Expériences sur l'action de la lumière solaire dans la végétation*, 1788, p. 118.

² Celui que Linneus a appelé *Narcissus Tazetta flore prorsus albo*.

opaque, d'où il conclut bien, comme l'aurait fait INGENHOUSZ, que l'air du récipient où la plante a été exposée à l'obscurité est moins bon que celui du récipient où la plante a été exposée à la lumière; seulement, INGENHOUSZ attribue un pareil phénomène à l'exhalaison d'un *principe phlogistique* et l'on ne peut moins faire ici que d'admirer la clairvoyance de ce chercheur qui, à travers le fatras de la théorie du phlogistique, a su dégager les deux faits principaux de l'ensemble des échanges gazeux; tandis que pour SÉNEBIER les feuilles, à l'obscurité ne versent dans l'air aucun air ou *vapeur aériforme* particulière et si l'air où des feuilles ont végété à l'obscurité est mauvais, c'est « parce que la lumière n'a pu prévenir le commencement de la pourriture, et non parce que la plante a fait exprès un air mauvais, ou un *principe phlogistique*. La lumière répare le mal par sa qualité antiseptique, quand le mal n'est pas bien grand; et ce mal a toujours lieu dans l'obscurité, quand l'action de l'humidité est habituelle¹ ». Ainsi, même lorsqu'il se trompe, SÉNEBIER exprime encore de bonnes idées, puisque l'action microbicide de la lumière est aujourd'hui un fait démontré.

Si donc, INGENHOUSZ a eu sur la question des vues géniales, SÉNEBIER a été aussi autre chose qu'un plagiaire.

Dirai-je que ces questions de priorité me paraissent d'un très mince intérêt ?

Ce qui importe plus que la reconnaissance d'une priorité, c'est de savoir quel est, à ce moment, l'état exact de la question.

Après les travaux d'INGENHOUSZ et ceux de SÉNEBIER, on a acquis des idées précises sur les points suivants :

Les végétaux dégagent de l'oxygène ;

Les végétaux absorbent de l'acide carbonique.

L'absorption d'acide carbonique et le dégagement d'oxygène paraissent liés par une relation de cause à effet, car le dégage-

¹ *Loc. cit.*, p. 108.

ment d'oxygène cesse dans une atmosphère privée d'acide carbonique. Ils sont, l'un et l'autre, sous la dépendance d'un certain nombre de facteurs qui les déterminent. Deux de ces facteurs, l'un intrinsèque, l'autre extrinsèque, sont clairement dégagés; ce sont : la présence de la matière verte — les parties vertes seules dégagent de l'oxygène; la présence de la lumière considérée alors comme substance matérielle — le phénomène cesse à l'obscurité ou pendant la nuit : c'est le titre même du premier travail d'INGENHOUSZ¹.

Ces vues sur les échanges gazeux sont bientôt complétées par la connaissance que l'on acquiert de la respiration; en particulier GRISCHOW, en 1819, prouve que les champignons absorbent de l'oxygène et dégagent de l'acide carbonique, sans que jamais, dans l'atmosphère où ils vivent on constate une absorption de ce dernier gaz. C'est le complément des travaux précédents, la réciproque de la proposition relative à la nécessité de la matière verte : on avait déjà dit : là où existe la matière verte il y a absorption de CO^2 , on dit maintenant : là où il n'y a pas de matière verte il n'y a pas absorption de CO^2 .

Déjà INGENHOUSZ avait constaté l'absorption d'oxygène par les plantes, et avant lui SCHEELE en avait tiré argument contre les observations de Priestley sur la purification de l'atmosphère par les plantes. DE SAUSSURE (1767-1845) mit en évidence l'importance du phénomène et traduisant en les appliquant aux végétaux les idées de LAVOISIER, il donna à la question une forme qui paraît définitive. Cependant, sans qu'elle ait été expressément formulée par INGENHOUSZ ou DE SAUSSURE une théorie commença à s'insinuer, qui, bientôt reproduite par les ouvrages classiques, acquit force de loi. Les plantes, disait-on, ont deux respirations, l'une diurne (absorption de CO^2 rejet d'O), c'est une respiration végétale; l'autre

¹ *Experiments upon vegetables, discovering their great power of purifying the common air in the sunshine and of injuring it in the shade and at night.*

nocturne, renversement de la première, est une respiration animale.

Ainsi un fait exact et bien observé reçut une interprétation erronée, et comme cette interprétation était plausible, comme elle présentait, en outre, l'avantage de solliciter l'admiration de chacun pour la merveilleuse harmonie de la nature, elle fut acceptée sans conteste et il en résulta que pour quelque temps le véritable sens du fait observé échappa à la clairvoyance des chercheurs, puisque l'on confondit sous un même nom deux phénomènes si profondément différents que l'un relève de la nutrition, tandis que l'autre est sujet de la dénutrition.

C'est un exemple de théories erronées bâties sur des observations exactes de faits exacts et qui vinrent, par la suite, entraver la marche des connaissances.

Cent ans après, la confusion régnait encore, et RAULIN, celui-là même qui s'est illustré par ses recherches sur la nutrition de l'*Aspergillus niger* — chef-d'œuvre de méthode — n'y échappe pas :

Les efforts des nombreux expérimentateurs, dit-il, qui ont suivi la voie tracée par de Saussure n'ont eu d'autre but que de mieux séparer les diverses circonstances du phénomène de la *respiration*, et de les faire varier successivement pour apprécier l'influence de chacune d'elles.

MM. Corenwinder, Cloëz, Boussingault, à l'aide de feuilles ou même de portions de feuilles diversement colorées, cherchèrent comment varient les produits de la *respiration* avec l'étendue, la couleur, la structure de la feuille qui respire. Les études de Th. de Saussure, de Bérard, de MM. Frémy et Decaisne, de M. Cahours sur la respiration des fruits, nous intéressent non seulement à cause de l'importance de ces organes, mais aussi parce qu'elles font intervenir dans le phénomène de la *respiration* le degré de pureté de la *matière verte* et le rapport de la surface d'un organe à son volume. M. de Fauconpret a examiné l'influence de la température, M. Corenwinder celle de l'intensité de la lumière sur la *production* ou la *décomposition de l'acide carbonique*. M. Garreau a fait varier et la température et l'intensité de la lumière, et la nuance de la *matière verte*. Les expériences de l'abbé Tessier, de Paggioli, de Gilby, de

Payer, mirent hors de doute l'influence de la réfractibilité des rayons lumineux sur le phénomène de la *respiration*, etc.⁴.

La question de l'absorption de l'oxygène par les plantes n'est pas la seule qui ait été abordée par DE SAUSSURE ; après CADET DE CASSINCOURT (1818), SÉNEBIER, WIEGLEB (1774) et MARGGRAF (1764), il s'est clairement exprimé sur l'origine et le rôle des *cendres* — entendre les matières minérales. Il fit à ce sujet des expériences qui toutes sont intéressantes ; je retiendrai celle-ci : ayant mis à végéter des plantes dans de l'eau distillée, il constata une proportionnalité entre le poids des cendres de cette plante et la quantité de poussière tombée dans l'eau. Si l'on se rappelle l'expérience de VAN HELMONT, on ne peut pas manquer de lui trouver une certaine analogie avec celle-ci ; DE SAUSSURE s'est seulement montré critique plus judicieux ; il en est résulté chez lui une appréciation plus exacte des choses, mais si l'on réfléchit au rôle important aujourd'hui attribué aux matières minérales, on est frappé de la clairvoyance dont fit preuve l'auteur du *xvii^e* siècle dans son dispositif expérimental. Il s'était mis à l'abri des poussières atmosphériques, et c'était bien, car celles-ci contiennent l'organique. Mais l'idée ne lui était pas venue que sa terre calcinée fût une autre poussière, uniquement minérale celle-ci, et qu'elle eut une importance considérable dans la croissance de ses saules. L'interprétation était fautive, l'expérience était bonne — terre calcinée, pas de substances organiques — elle ne devait pas être perdue. Rien ne se perd dans la science, et l'on trouve de bonnes choses, même dans les plus vieux livres.

C'est aussi DE SAUSSURE qui montra l'existence d'une relation pondérale entre la masse du végétal et la quantité de carbone empruntée à l'air par les parties vertes. Déjà PARCIVAL avait constaté qu'une plante de menthe mise à végéter sur l'eau prospérait mieux dans un air chargé d'un peu d'acide carbo-

⁴ Raulin, *Etudes chimiques sur la végétation* (th. Sc., Paris, 1870, p. 32 et 33).

nique que dans l'air pur. Les expériences de DE SAUSSURE, admirablement conduites, le mirent à même d'affirmer que la décomposition de l'acide carbonique par la plante se traduit chez elle par une augmentation de poids, ce qui démontre que l'acide carbonique de l'air est *au moins une des sources* de la nutrition organique végétale¹.

Or, ce qu'il y a surtout d'intéressant à noter au point de vue historique, c'est que cette démonstration vient comme la contre-partie du travail de son contemporain HASSENFRATZ (1755-1827) qui, attribuant à l'eau seule l'accroissement de volume d'une plante vivant dans l'eau pure et à l'air libre, prétendait qu'une plante ainsi développée renfermait, après développement moins de carbone qu'il ne s'en trouvait primitivement dans la graine. Si bien que — il faut le reconnaître — l'élaboration de la connaissance sur le chapitre de l'assimilation du carbone a connu, dès ses débuts, la discussion et la critique. Ce n'est donc qu'en toute connaissance de cause que ses fondements ont été établis. Nous aurons l'occasion d'y revenir. Constatons, pour le moment, qu'après INGENHOUSZ, SÉNEBIER et DE SAUSSURE les faits principaux de la nutrition végétale sont connus. « Parmi toutes les découvertes que j'ai signalées, dit RAULIN², il faut remarquer le résultat définitif des recherches de TH. DE SAUSSURE : l'acide carbonique et l'eau fournissant aux végétaux du carbone, de l'oxygène et de l'hydrogène, avec élimination d'oxygène ; des composés minéraux se transforment en matière organisée, voilà assurément un fait bien digne d'être médité ; c'est peut-être le plus grand progrès que la chimie des végétaux ait jamais accompli. »

Or c'est précisément le moment où cette théorie, que l'on a combattue depuis sous le nom de *théorie de l'humus* reçut une forme explicite.

On pouvait alors diviser les corps en deux groupes. Les uns

¹ De Saussure, *Recherches chimiques sur la végétation*, Paris, 1804, p. 50.

² Raulin, *loc. cit.*, p. 40.

se rattachaient par leur origine à la matière inerte : substances minérales ; l'analyse avait partiellement projeté sa lumière sur leur constitution et l'on savait de quels éléments simples — indécomposables — ils sont formés.

On savait que les autres donnaient par combustion ou décomposition CO^2 , H^2O , AzH^3 , mais les relations moléculaires qui président aux polygamiques unions du carbone et du jeu desquelles relèvent l'existence de ces corps innombrables, en apparence et en réalité si divers et qui tous pourtant se ramènent à CH , CHO , CHAz , au maximum de complication CHOAzPS ; ces relations échappaient, ces corps paraissaient être l'apanage de la vie, ils étaient le produit des êtres vivants, des organismes : substances organiques.

L'humus, pellicule de la terre, mélange indéfinissable¹ contenait l'organique en puissance. La plante absorbait l'humus et, la *force vitale* aidant, reconstituait l'organique. Telle était la manière de voir du plus grand nombre et des physiologistes allemands en particulier. BERZÉLIUS, en 1827, ne dit pas autre chose : les substances organiques sont le produit de la force vitale, c'est ce qui les distingue des substances inorganiques.

Cependant, déjà en 1828, BRONGNIART écrivait : « Dire que les végétaux tirent leur carbone de débris d'autres végétaux, de l'humus, c'est tourner dans un cercle vicieux, car, à l'origine, comment se seraient nourries les premières plantes ? Celles-ci ont dû tirer leur carbone de l'atmosphère, car le carbone à l'état pur n'est pas soluble et, du reste, ce carbone n'est pas répandu partout. »

Au milieu des auteurs qui ont plus ou moins fidèlement reflété l'esprit de leur temps, quelques-uns méritent une mention à des titres divers.

TREVIRANUS dans sa *Physiologie der Gewächse* (1835)

¹ L'acide humique, tel que l'ont obtenu Berthelot et André (*Ann. de Chimie et de Physique*, 6^e s., t. XXV), peut être considéré comme un corps chimiquement défini, il n'en est pas de même de l'humus et des acides humiques qu'on en peut extraire.

exprime l'opinion que la substance extractive du sol constitue la manière vitale laquelle est absorbée par les racines, la force vitale est donc ici matérialisée. Le rôle des feuilles, la décomposition de CO^2 , l'action de la lumière, tout cela lui parut secondaire et sans importance aucune, quant aux matières salines il les considère comme des stimulants de la « turgescence vitale ».

La boule cherche son équilibre, l'œuvre de Treviranus marque une oscillation arrière.

Les vues exposées par MEYEN dans son *Neues System der Pflanzen-physiologie* (1838) sur la nutrition carbonée sont tout aussi pitoyables. Il est de ceux qui contribuèrent à établir la confusion entre les échanges gazeux.

Pour lui, tout échange gazeux est une respiration et comme l'un de ces échanges — la vraie respiration — est déjà connu et compris, celui-là seul lui paraît important : l'absorption de CO^2 restant comme quelque chose d'assez inexplicable, en tout cas de parfaitement superflu.

Par contre, ni lui, ni SPRENGEL (1839), ne partagent l'opinion de Treviranus sur le rôle des matières salines; pour l'un comme pour l'autre les sels minéraux sont des aliments et SPRENGEL en particulier exprime à leur endroit de bonnes idées.

A l'inverse de MEYEN, DUTROCHET (1776-1847) considère le dégagement d'oxygène comme une *respiration principale*, l'autre, la vraie, n'étant qu'une fonction secondaire. Toutefois, Dutrochet eut ce mérite, entre quelques autres, de mieux mettre en lumière l'étroite relation qui existe entre la chlorophylle et le dégagement d'oxygène.

Ce mot de chlorophylle vient ici pour la première fois, on le doit à PELLETIER et CAVENTOU qui, en 1818, désignèrent de ce nom le principe vert des feuilles appelé jusque-là tour à tour : chloronite, viridine, matière verte de PRIESTLEY. L'attention avait déjà été attirée sur cette matière colorante; l'étude en avait été poursuivie parallèlement à celle de la nutrition carbonée. Les uns, plutôt chimistes, cherchaient à

en connaître les propriétés ; les autres, plutôt botanistes micrographes, en déterminaient les qualités de forme et de position dans le corps de la plante. C'est ainsi que d'une manière générale on savait à ce moment préparer des solutions limpides de chlorophylle et que l'existence de *vésicules* chlorophylliennes — nos modernes chloroplastides — était reconnue. Mais le pourquoi de cette matière verte devait surtout intriguer. On voyait bien que chlorophylle, lumière, dégagement d'oxygène étaient liés entre eux, mais par quel lien, c'est ce qui ne pouvait manquer d'échapper ; la notion de l'unité des forces physiques et de la transformation de l'énergie était seule capable d'en donner une explication satisfaisante. En attendant de pénétrer le pourquoi on expliquait le parce que. Cette substance est verte parce qu'elle résulte du mélange de la couleur jaunâtre des tissus avec, disait MUSTEL, le phlogistique bleu qu'y dépose le soleil ; avec le carbone fixé, disait SÉNEBIER.

Ceci revenait à enlever toute réalité objective à la chlorophylle, pourtant nous venons de le dire, on en faisait déjà des solutions qui n'étaient tout de même pas des solutions de carbone, encore moins des solutions de tissus, puisque les tissus restaient avec leur couleur.

SÉNEBIER appuyé par CHEVREUL, s'appliquait à justifier son idée en montrant qu'une poussière impalpable de charbon en suspension dans l'eau paraît bleue ; à la vérité, le charbon n'est pour rien, en tant que charbon, dans cette apparence qui n'est autre chose qu'un cas particulier d'un phénomène de diffraction tout à fait général, le même qui nous fait attribuer la couleur bleue à la voûte céleste.

D'ailleurs, dire que la chlorophylle était verte parce qu'elle résultait de la superposition d'une couleur jaune et d'une couleur bleue, cela revenait à dire qu'elle était verte, parce qu'elle était verte. A supposer, comme le faisait de CANDOLLE, que toutes les matières colorantes des feuilles dérivassent d'une même *chromule*, susceptible de se teinter diversement et no-

tamment en vert, la connaissance de la chlorophylle n'y gagnait rien.

PYRAME DE CANDOLLE (1778-1841), dont le nom marque une époque importante dans la botanique a, heureusement à son actif, autre chose que sa théorie de la *chromule* et c'est à un autre titre qu'il mérite d'être considéré comme l'un des physiologistes les plus distingués de son temps. Sa *Physiologie des Plantes*, ouvrage très complet, renferme une vue d'ensemble fort bien coordonnée de la nutrition. Le passage relatif à l'organisation du carbone mérite d'être cité : « La sève nourricière brute, dit-il, qui pénètre dans les parties feuillues y subit l'influence de la lumière solaire; et grâce à cette force nouvelle, l'acide carbonique en dissolution dans l'eau se décompose durant le jour, qu'il provienne du reste de l'eau absorbée par les racines, de l'air atmosphérique ou des principes produits par l'oxygène de l'air et l'excédent de carbone de la plante; le carbone s'incorpore à la plante, l'oxygène s'échappe sous forme de gaz. La conséquence de cette opération paraît être la formation d'une sorte de gomme composée d'un atome d'eau et d'un atome de carbone, et facilement transformée, grâce à des modifications légères, en amidon, en sucre et en substance ligneuse, toutes combinaisons qui se ramènent à peu de chose près à la même formule. »

Ce dernier paragraphe mérite d'être tout entier souligné; aujourd'hui encore nous ne disons guère autre chose. Un grand nombre de travaux sont seulement venus préciser, ou développer, ou compléter les diverses parties de la question telle qu'elle est posée par DE CANDOLLE et sans briser le cadre où elle est enfermée.

Troisième Période. — C'est à ce moment que parut LIEBIG (1803-1873). On s'accorde généralement à attribuer à son œuvre la valeur d'une révolution. Sans vouloir diminuer en rien le mérite de l'illustre chimiste allemand il faut cepen-

dant reconnaître que tout était dit au moment où il parle. L'observation et l'expérimentation ont mis en relief les *faits*, et l'on en a induit les conclusions qu'ils comportent. A la lumière de ces inductions la théorie de l'humus, héritière de la doctrine d'Aristote, s'est brulée les ailes et c'est le coup de grâce que lui donne LIEBIG. Le savant agronome ne parle pas en physiologiste, il n'expérimente pas, il raisonne, il rapproche des faits, il calcule et le calcul qu'il produit est si simple qu'on le qualifie volontiers d'enfantin, si connu aussi qu'il est devenu classique. « A Erfurt, une des contrées les plus fertiles de l'Allemagne, il tombe, d'après M. SCHUEBLER, sur une surface de 1 pied carré, 17 livres et demie (2 livres de Hesse équivalent à 1 kilogramme ; 40.000 pieds carrés, même mesure, forment un arpent ou 2.500 mètres carrés) de pluie pendant les mois d'avril, de mai, de juin et de juillet. Un arpent de 2.500 mètres reçoit, par conséquent, 350.000 kilogrammes d'eau de pluie.

« Admettons que toute cette quantité d'eau soit absorbée par les racines d'une plante annuelle qui se développe et fructifie dans l'espace de quatre mois, de manière qu'après avoir été charriée dans les diverses parties de la plante, cette eau se vaporise toute à travers les feuilles. Supposons, en outre, que les eaux pluviales ne pénètrent dans les racines qu'après avoir été saturées préalablement par de l'ulmate de chaux, le sel le plus riche en acide ulmique.

« Or, les circonstances étant le plus favorables, il ne pourra être absorbé par les plantes, sur une surface de 2.500 mètres carrés, que 150 kilogrammes d'acide ulmique, car 1 partie d'ulmate de chaux exige pour se dissoudre 2.500 parties d'eau : donc, 350.000 kilogrammes d'eau pourront en dissoudre 150 kilogrammes.

« On sait de plus que, dans un champ de la surface donnée, il croît 1.290 kilogrammes de blé (c'est-à-dire paille et grains, racines non comprises), ou bien 10.000 kilogrammes de betteraves (feuilles et radicules non comprises). Il est aisé de voir

que ces 150 kilogrammes d'acide ulmique ne suffiraient pas même pour rendre compte du carbone contenu dans les feuilles et les racines¹. » LIEBIG parle et il ne dit pas, les faits sont ainsi parce que je les observe ainsi ; mais voici la vérité parce qu'il ne peut pas en être autrement. Déjà, nous l'avons vu, BRONGNIARD avait dit quelque chose d'analogue ; mais l'argument paléontologique qui était le sien, et qui est d'ailleurs repris par LIEBIG, ne commandait pas cette conviction que devait nécessairement entraîner celui tiré de la réalité pratique, tangible, immédiate : « d'après MALAGUTTI et SPRENGEL 0 kg. 5 de chaux se combinent avec 5 kg. 45 d'acide ulmique et l'acide renferme 58 pour 100 de carbone ; dans ces conditions 5 kilos d'oxyde métallique basique correspondent à 82 kg. 5 de bois sec. Or, d'après BERTHIER, 1.325 kilos de bois de sapin couvrant 2.500 mètres carrés contiennent 5 kilos d'oxydes métalliques basiques (chaux, potasse, soude, fer, magnésie) », ce qui veut dire qu'en se plaçant dans les conditions les plus favorables, conditions qui ne sont pas celles de la réalité, il pousse, sur 2.500 mètres carrés de terre, 1.242 kg. 5 de carbone que l'absorption de l'humus est impuissante à expliquer. Si l'observation physiologique venait à l'encontre de la conclusion de LIEBIG, l'observation aurait tort. Il raisonne *a priori* et son raisonnement emporte la certitude. On lui sait gré aussi de l'effort dont il dispense.

Est-ce à dire qu'il triomphe aussitôt ?

Nullement. L'apparition de *Die organische Chemie in ihrer Anwendung auf Agricultur und Physiologie* est le signal d'une levée de boucliers et pendant quelque temps on bataille ferme pour ou contre l'humus. Comme il arrive toujours en pareille circonstance les opinions contraires sont outrées par l'ardeur de la lutte. HARTIG (1840) ayant fait végéter des haricots dans des dissolutions aqueuses d'humate de potasse

¹ Liebig, *Chimie organique appliquée à la physiologie végétale et à l'agriculture*, traduction Charles Gerhardt, Paris, 1841, p. 12.

de soude et d'ammoniaque remarqua que ces plantes se développaient bien sans qu'il soit possible de déceler une diminution dans la teneur en humus de la solution d'où il conclut que l'eau seule est absorbée et que tout le carbone de la plante est emprunté à l'atmosphère. LIEBIG n'a pas dit cela et nous savons aujourd'hui grâce aux travaux de M. LUTZ¹, puis à ceux de M. J. LAURENT² qu'il a été bien inspiré en ne le disant pas et que la plante *peut* emprunter à son substratum de faibles quantités de carbone à l'état organique.

Ce n'est guère qu'une trentaine d'années après LIEBIG que le combat cessa faute de combattants. LIEBIG, il faut le dire, portait aussi avec lui les défauts de ses qualités. La sûreté de son raisonnement déductif l'amène quelquefois à des conclusions malheureuses. Une proposition étant établie on ne saurait soutenir la vérité d'une proposition contradictoire à celle-ci. Or, la raison pure démontrant que les plantes doivent nécessairement absorber l'acide carbonique de l'air; si les plantes absorbaient et rejetaient tout à la fois l'acide carbonique cela serait contradictoire, donc cela n'est pas. Les plantes ne dégagent jamais d'acide carbonique, elles ne respirent pas et LIEBIG qui ne s'embarasse ni des faits, ni des expériences, nie, comme contradictoire, l'existence d'une respiration animale des plantes.

BOUSSINGAULT, qui fut son contemporain, n'est pas tombé dans cette erreur; il est vrai qu'il expérimentait et que même il apporta dans cet art une perfection qui n'a guère été dépassée depuis.

¹ Lütz, Recherches sur la nutrition des végétaux à l'aide de substances azotées de nature organique (*Ann. des Sc. natur.*, Paris, 1898). Dans ce travail, l'auteur a eu en vue la nutrition azotée. Il a spécialement montré que les amines provenant de la substitution à l'hydrogène de radicaux de grandeur moléculaire pas trop élevée (par exemple, la méthylamine) et employés sous forme de sel, sont assimilables, sans que leur azote ait subi une transformation en azote nitrique ou ammoniacal. Mais il est clair que dans l'assimilation d'une amine ($\text{CH}^3 - \text{Az H}^2$), il y a non seulement assimilation d'azote, mais aussi de carbone à l'état organique.

² J. Laurent, *Recherches sur la nutrition carbonée des plantes vertes à l'aide des matières organiques* (th. sc., Paris, 1903).

« Dans la *Statistique des êtres organisés*, publiée en 1841 par M. DUMAS et moi, nous avons dit qu'à certaines époques, dans certains organes, la plante se fait animal; qu'elle devient comme l'animal appareil de combustion, qu'elle brûle du carbone et de l'hydrogène; qu'elle produit de la chaleur; que le sucre ou l'amidon converti en sucre sont les matières premières au moyen desquelles se développe cette chaleur.

« Les expériences dont j'entretiens en ce moment l'Académie complètent cet énoncé en montrant qu'à l'obscurité une plante développée ayant tige, feuilles, racines, se comporte réellement comme un animal pendant toute la durée de son existence; elles indiquent, d'une manière précise, l'origine, la nature, la quantité des aliments dont cette plante se nourrit. Elles combleront d'ailleurs une lacune regrettable qui pourrait nuire à l'identité que je cherche à établir ».

Ce n'est pas seulement la dénutrition carbonée qui l'occupe, mais aussi la nutrition générale. Tous les problèmes qui se posaient alors, il les a abordés. Son esprit méthodique, le profit qu'il sut tirer des critiques adressées par LIEBIG aux expérimentateurs, ses prédécesseurs, ne pouvaient manquer de le mettre sur la voie des découvertes importantes et des conclusions décisives.

Parmi ces conclusions, il faut citer celle relative à la valeur du rapport $\frac{O}{CO_2}$.

DE SAUSSURE, qui avait déjà abordé ce point, avait conclu de ses expériences que la plante retient en même temps que le carbone une partie de l'oxygène de l'acide carbonique, car il avait cru voir que le volume d'oxygène dégagé était toujours moindre que celui de l'anhydride carbonique absorbé.

BOUSSINGAULT mit ce fait en évidence : qu'à un volume d'anhydride carbonique absorbé correspond généralement et sensiblement un volume égal d'oxygène dégagé; constatation fondamentale dont doit procéder, comme le dit si bien CHODAT,

toute théorie *rationnelle* de l'assimilation; étant d'ailleurs bien entendu que l'égalité absolue n'est ni générale, ni constante, puisque déjà BOUSSINGAULT relate qu'il, dans 13 expériences, il a eu $\frac{O}{CO_2} = 1$; dans 15 expériences, $\frac{O}{CO_2} > 1$ et, dans 14 expériences, $\frac{O}{CO_2} < 1$.

On lui doit aussi de savoir que, pendant l'assimilation, aucun dégagement d'azote ne se produit, contrairement à ce qu'avaient cru voir de SAUSSURE, DAUBENY, DRAPER et aussi CLOEZ et GRATIOLET.

DAUBENY, DRAPER, CLOEZ et GRATIOLET sont les noms qu'il faut répéter si on envisage maintenant ce point si important et qui a suscité depuis des travaux d'un intérêt scientifique si élevé de la nature des radiations absorbées par la fonction chlorophyllienne.

SÉNEBIER avait déjà dit que la lumière agit en tant que lumière et non comme agent calorifique.

Après que BREWSTER eut, en 1834, découvert le spectre caractéristique d'une solution de chlorophylle, on ne pouvait pas manquer de se demander si ce spectre n'était pas dans une relation quelconque avec le phénomène d'assimilation et on devait nécessairement étudier ses manifestations sur des plantes soumises à des radiations de longueurs d'ondes différentes.

On avait tout d'abord pensé que, dans l'exécution d'un travail chimique, la partie du spectre que l'on appelait *chimique* devait jouer un rôle prépondérant. On sait que cette expression a aujourd'hui disparu de la science et que l'on ne distingue plus les radiations que par leur longueur d'onde, étant reconnu que chacune possède, mais avec des degrés différents, les qualités chimique, lumineuse et calorifique.

DAUBENY, en 1836, conclut de ses expériences que l'activité des rayons jaunes est prédominante dans l'assimilation. Dix ans plus tard, DRAPER confirme ces vues, et c'est une opinion analogue qu'expriment CLOEZ et GRATIOLET, lesquels ne voient

pas, quant à l'intensité d'assimilation, de différence entre la lumière jaune et la lumière blanche. Cette théorie fit école et resta en honneur surtout auprès des savants allemands : ce fut celle de SACHS et aussi celle de PFEFFER qui, même à l'heure actuelle, ne paraît pas y avoir absolument renoncé.

Cependant, toute l'histoire de ce chapitre est dominée par cette vue théorique qu'une transformation chimique ne peut résulter de l'action d'une radiation qu'autant que celle-ci est absorbée.

Or, lorsqu'un rayon lumineux frappe une feuille ou une solution de chlorophylle, il n'en sort pas intact comme le démontre la présence dans le spectre de ces bandes d'absorption que BREWSTER fut le premier à voir. En particulier dans le rouge, entre les raies B et C de FRAUNHOFER, existe une bande importante, large et noire : c'est la bande spécifique de CHAUTARD; n'est-il pas légitime d'admettre que cette bande travaille? Cette idée fut introduite par LOMMEL en 1871 et, tout aussitôt, réfutée par PFEFFER dont elle contredisait les conclusions. Idée théorique, il était facile, en prenant l'expérimentation pour base, de nier que cette idée fût applicable à la biologie des feuilles. Il n'en fut plus de même lorsque MULLER l'eut transportée du domaine de la théorie dans celui de la réalité expérimentale et PFEFFER resta à peu près seul de son opinion.

Aujourd'hui, on discute encore, mais le point de vue a varié. Les uns attribuent à la bande dans le rouge la plus belle part du travail d'assimilation : c'est l'école de TIMIRIAZEFF, l'illustre professeur de l'Université de Moscou. Les autres tiennent pour également actives les radiations violettes; ils reconnaissent pour chef de file ENGELMANN.

L'exposé de cette discussion nous entraînerait hors de notre cadre; nous nous bornerons donc à remarquer que, dans ce genre d'étude, on a quelquefois perdu de vue la mesure du phénomène. On a, par exemple, en employant des verres colorés — et je fais abstraction des critiques que l'on a pu

adresser à certains observateurs dont les verres mangeaient trop facilement la consigne — constaté que sous telle couleur (violet par exemple), la plante vivait bien, qu'elle croissait bien, etc., etc. Tout ceci ne mesure pas la fonction chlorophyllienne et c'est ce qui fait que les expériences de TIMIRIAZEFF qui n'a jamais perdu de vue cette mesure, laquelle se confond soit avec celle des échanges gazeux, soit avec celle de la quantité d'amidon apparue, conservent une force probante qui n'est, sans doute, pas prête de leur échapper.

En disséquant un peu la question, on s'est d'ailleurs aperçu que la *chlorovaporisation*, phénomène connexe découvert par VAN TIEGHEM, utilisait surtout la région violette du spectre, si bien que, dans la somme des radiations absorbées, il paraît que les unes exécutent un travail, les autres un autre qui sont liés entre eux par la propriété commune qu'ils ont d'être sous la dépendance de la chlorophylle.

Les propriétés optiques de la chlorophylle dominant donc toute l'histoire de ce corps. Ce ne sont pas cependant les seules qui ont été étudiées. Dans la deuxième moitié du siècle dernier, ce corps a suscité une foule de travaux de la part des chimistes qui en ont poursuivi l'analyse par des procédés différents ; les uns cherchant à obtenir de la chlorophylle pure, les autres cherchant à déduire sa constitution de l'étude de ses produits de décomposition. Le succès semble avoir plutôt favorisé les efforts de ces derniers parmi lesquels on doit citer FRÉMY, SCHUNCK, MARCHLEWSKI, NENCKI, KUSTER, etc. Ils ont conduit à une homologation de la chlorophylle et de l'hémoglobine¹. Il s'entend que c'est de la chlorophylle proprement dite qu'il est ici question, car on a reconnu dans ce qui fut tout d'abord appelé de ce nom l'existence de trois pigments au moins :

La chlorophylle, verte, soluble dans la benzine ;

La xanthophylle, jaune soluble dans l'alcool ;

¹ Voir à ce sujet un très intéressant article de Péchoutre dans *Revue générale des Sciences pures et appliquées*, 1904, XV, p. 869.

La carotine, carbure d'hydrogène, soluble dans le chloroforme et le sulfure de carbone.

HOPPE-SEYLER et ETARD ont récemment ouvert une voie nouvelle à l'étude chimique, c'est celle de la pluralité des chlorophylles dans le monde végétal. L'histoire de cette question pourrait à elle seule remplir un ouvrage. Qu'il nous suffise de dire que si l'absorption de la radiation par la chlorophylle est chose comprise, son mode d'action intime dans l'assimilation photosynthétique du carbone échappe à peu près complètement.

J'ai dit que la formation d'amidon avait été prise par TIMIRIAZEFF pour mesure de l'activité des radiations rouges ; c'est qu'en effet l'apparition de l'amidon dans les feuilles, dont la présence a été reconnue de longue date, est intimement liée à la fonction chlorophyllienne. C'est à Sachs que revient l'honneur d'avoir mis en lumière ce fait qui est d'une importance capitale, puisqu'il montre que l'absorption de l'anhydride carbonique est dans une relation étroite avec l'apparition d'une substance hydrocarbonée dans la plante. BOUSSINGAULT déjà avait entrevu la chose ; il s'exprimait en ces termes : « Chacune des deux faces du limbe d'une feuille, bien qu'avec une énergie différente, concourt à la fixation du carbone dans l'organisme végétal où, comme je l'ai dit en commençant, de l'oxyde de carbone de l'hydrogène résultant de la décomposition simultanée de l'acide carbonique et de l'eau. CO^2 H_2 donnent lieu à une émission d'oxygène O^2 et à CO , H , exprimant la composition brute du glucose $\text{C}^{12}\text{H}^{12}\text{O}^{12}$ qui, en fixant ou abandonnant les éléments de l'eau, peut donner naissance à ces corps que l'on s'est cru autorisé à désigner sous le nom d'*hydrates de carbone*, tels que le sucre, l'amidon, les ligneux, et que, par le fait, une feuille élabore aussitôt qu'elle est frappée par un rayon de lumière¹. »

¹ Boussingault, *Agronomie*, 1868, t. IV, p. 399.

Depuis, on a pensé qu'un corps de formule complexe comme l'amidon $(C^6H^{10}O^5)^{10}$ ou même comme le glucose $C^6H^{12}O^6$, dont l'amidon dérive par simple déshydratation, ne devait pas être le premier formé et on a imaginé des processus synthétiques plus conformes à la marche à laquelle nous ont habitués les chimistes. Ceci nous conduit aux hypothèses modernes dont l'exposé appartient à l'actualité.

L'histoire s'arrête ici.

CHAPITRE PREMIER

THÉORIES ET HYPOTHÈSES MODERNES

On en compte aujourd'hui pour le moins une demi-douzaine parmi lesquelles celle de Liebig est la plus anciennement formulée ; mais toutes sont encore d'actualité, car c'est un fait curieux que les hypothèses s'ajoutent aux hypothèses sans que les nouvelles venues chassent les précédentes. On peut penser qu'un problème susceptible de recevoir plusieurs explications différentes exprimées par des hypothèses, qui toutes sont plausibles, doit être bien imparfaitement connu ; et l'on est tenté de prendre le nombre de ces hypothèses comme mesure de l'incertitude qui règne à son égard. Ce n'est pas que son étude ait manqué de faits, mais c'est que la coordination de ces faits en un faisceau harmonique peut être réalisée de façons diverses sans qu'aucune de ces façons se heurte trop violemment aux idées générales que l'on se fait de la dynamique chimique des choses. Ceci nous donne à penser que chacun des faisceaux ainsi coordonnés peut correspondre à une réalité, mais limitée dans son application à une partie seulement du monde végétal.

Le dégagement d'oxygène et l'absorption corrélative d'anhydride carbonique déjà plusieurs fois relatés doivent être pris comme base, quitte à y revenir plus tard. Deux facteurs déterminent fondamentalement ce phénomène : la *lumière* et la *chlorophylle* et le premier régit le second car sans lumière il n'y a pas, sauf exceptions connues, de chlorophylle. L'anhydride carbonique absorbé donne naissance à des hydrocarbures, car c'est un fait que pareils corps se forment dans les végé-

taux sous l'action de la radiation solaire et un autre fait que l'on ne connaît pas au carbone d'autre voie d'entrée que celle-ci (ceci d'une manière générale, voir Liebig). Cette synthèse ne va pas sans une réduction et, comme en même temps on constate un dégagement d'oxygène, on entrevoit une relation de causalité entre les deux termes du phénomène.

C'est sur ces faits, qui ne sont pas des vues de l'esprit, que reposent les hypothèses relatives à l'organisation photosynthétique du carbone.

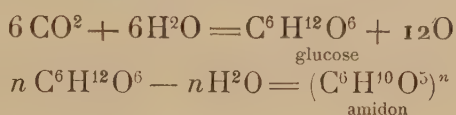
Qu'il soit démontré que ces données sont surfaites et ces faits inexistant, tout l'édifice s'écroule; mais il y a de sérieuses raisons de croire que la base est encore solide.

Tout d'abord, on concevait les choses simplement : la molécule CO^2 était disloquée en ses éléments $\text{C} \mid \text{O}^2$. Ce sont des considérations chimiques qui ont fait abandonner cette manière de voir. On reconnut en effet que le passage $\text{CO}^2 \longrightarrow \text{CO}$ et, surtout, la réduction plus avancée $\text{CO} \longrightarrow \text{C} \mid \text{O}$ n'étaient pas choses faciles et qu'elles requéraient l'emploi de températures élevées incompatibles avec la vie des plantes. En lui-même, l'argument est mauvais car les êtres vivants sont très capables de faire le travail des chimistes par des procédés que ceux-ci ignorent et sans recourir apparemment aux énergies qui leur sont nécessaires, témoin la formation de l'urée chez les animaux.

Cependant, deux raisons sont de nature à faire rejeter cette conception, la première, de fait, c'est que le carbone n'existe pas en nature dans les plantes; la deuxième, théorique, qui peut être déduite du principe non formulé du *travail minimum* ou du *moindre effort* qui nous paraît être celui adopté par les organismes vivants; ceci dit sous toutes réserves et sans intention aucune de porter atteinte au principe contraire du *travail maximum* auquel Berthelot a attaché son nom. Les corps produits appartenant aux types $(\text{CH}^2 \text{O})^n$ ou $(\text{C}^m \text{H}^{2m-2} \text{O}^{m-1})^p$ on ne voit pas, puisqu'il s'agit d'obtenir des corps oxydés, quel besoin aurait la plante de poursuivre une réduction si complète.

D'ailleurs, cette conception première n'était pas une hypothèse, mais une simple constatation. On voyait CO^2 absorbé, on voyait O^2 se dégager, on constatait que le carbone restait, voilà tout; mais sous quelle forme s'incorporait-il à la plante? la question n'était pas posée.

Sachs reconnut la formation de l'amidon. Boussingault celle du glucose et nous avons vu comment la notion de la décomposition simultanée de l'eau fut introduite par ce dernier auteur dont la conception, traduite en langage atomique, s'écrivait



Ceci n'est encore qu'une constatation et les hypothèses ne commencent que lorsque l'on cherche à se faire une idée du mécanisme de la réaction.

Aujourd'hui toutes les hypothèses formulées peuvent être réparties en deux groupes suivant que leurs auteurs n'ont pas pris ou bien, au contraire, ont pris la formation du méthanal pour base de leur système.

Au nombre des premières, il faut citer :

1° L'hypothèse de Liebig que l'on peut appeler de Liebig-Ballo, parce que c'est surtout Ballo qui l'a soutenue;

2° L'hypothèse de Crato;

3° L'hypothèse d'Etard.

Au nombre des deuxièmes, il faut citer :

1° L'hypothèse de Baeyer;

2° L'hypothèse de Bach;

3° L'hypothèse de Pollacci;

4° L'hypothèse diastasique de Friedel;

5° L'hypothèse d'Usher et Priestley.

HYPOTHÈSES DU PREMIER GROUPE

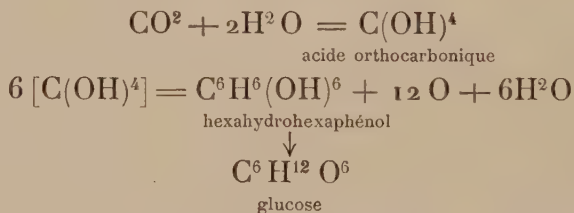
Dans la théorie de LIEBIG-BALLO, on considère que la formation des acides oxalique et formique marque le premier terme de la réduction de CO^2 , laquelle procédant par degrés intermédiaires se poursuit par l'apparition d'acides glycolique, succinique, malique, tartrique qui, par une réduction plus avancée, se transforment en glucose et ceci n'est pas purement théorique ; à l'appui de cette idée, on a constaté en effet que lorsque des crassulacées par exemple étaient maintenues à l'obscurité, on voyait les acides s'accumuler dans leurs tissus et que l'exposition à la lumière a pour effet de faire disparaître ces mêmes acides.

Dans la conception de Crato, ce sont un acide carbonique hydraté instable, l'acide orthocarbonique, dans lequel les quatre valences du carbone sont saturées par quatre groupements

$$\begin{array}{c} \text{OH} \\ | \\ \text{OH} - \text{C} - \text{OH} \\ | \\ \text{OH} \end{array}$$

oxhydroyles et un corps cyclique, phénol hexa-

valent proche parent de l'inosite qui marquent les différentes phases des transformations opérées, lesquelles s'expriment alors par les réactions :



et on invoque ici, comme preuve à l'appui, l'existence dans la plante de l'inosite, reconnue notamment par Maquenne.

Etard se signale par une conception toute différente et franchement originale. Pour lui, le carotène qui des trois

pigments chlorophylliens est le moins connu et le moins étudié, joue dans la synthèse des hydrocarbones un rôle important qu'il emprunte à sa constitution chimique. Carbure d'hydrogène, il est un carbure non saturé, présentant des lacunes qui s'expriment dans les formules par des doubles liaisons (=) et qui impliquent la possibilité d'obtenir des produits d'addition.

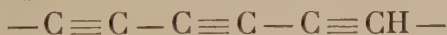
Soit un pareil élément lacunaire simple $\text{—}\overset{\text{H}}{\text{C}}=\overset{\text{H}}{\text{C}}\text{—}$ Etard montre qu'en s'unissant aux éléments de l'acide carboni-

que HO—CO—OH , il devient $\text{—}\overset{\text{H}}{\underset{\text{OH}}{\text{C}}}\text{—}\overset{\text{H}}{\text{C}}\text{—COOH}$, lequel

perdant aussitôt O^2 redevient lacunaire, mais s'est enrichi dans cette transformation d'un groupement CHOH , si bien qu'il

s'écrit maintenant : $\text{—}\overset{\text{H}}{\underset{\text{OH}}{\text{C}}}\text{—}\overset{\text{H}}{\text{C}}=\overset{\text{H}}{\text{C}}\text{—}$

Le même jeu recommençant, on arrive par la même marche au corps en C^4 et ainsi de suite, chaque nouvelle action de HO—CO—OH *plastifiant* d'un $(\text{C} + \text{H}^2\text{O})$ de plus la chaîne commencée. On obtiendra ainsi des polyalcools de plus en plus élevés; mais il faut remarquer que, même si l'on assigne au carotène une formule lacunaire à liaisons triples ($\equiv$) et que, pour simplifier, on en fasse un corps en C^6



on ne verra pas apparaître de corps à fonction aldéhyde, et partant point de glucose.

Telle qu'elle est, la conception d'Etard reste ingénieuse, mais purement théorique. Vieille à peine de deux ans, c'est une conception de la dernière heure; il serait prématuré de se prononcer sur sa valeur. Ce que l'on en doit dire cepen-

dant, c'est qu'elle est par principe l'antithèse des théories formoliques : le méthanal toxique pour le protoplasme qu'il coagule, poison de la cellule ne pouvant en aucune façon, d'après Etard, exister dans les plantes.

Voyons donc ce que sont ces théories formoliques.

HYPOTHÈSES DU DEUXIÈME GROUPE

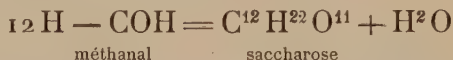
L'idée formolique était déjà en germe dans l'exposé de Boussingault.

Baeyer formula expressément l'hypothèse que le méthanal marquait le premier stade de la réduction de l'anhydride carbonique en présence de l'eau.



Le méthanal ainsi formé, en se polymérisant, conduit directement aux sucres. On aura par exemple :

6 (CH²O) = C⁶ H¹² O⁶, glucose qui d'après Schimper est le premier sucre qui apparaisse ; mais, si l'on en croit Brown et Morris, ce sucre en C⁶ dérive lui-même d'un sucre en C¹² qui est le premier formé, suivant la réaction.



Quoi qu'il en soit, c'est le premier terme qui est sujet à caution et qui doit être discuté. Le chapitre IV sera consacré tout entier à cette discussion.

Le premier membre de l'équation (1) peut aussi s'écrire CO³ H², ce qui exprime que l'anhydride carbonique s'est uni aux éléments de l'eau pour former un *acide carbonique*, inconnu à l'état libre, mais dont on connaît bien les carbonates.

Il se peut que cet acide soit transitoirement formé dans une phase préliminaire, toujours est-il que Bach l'entend ainsi. Sa théorie est un peu plus compliquée que celle de Baeyer, ce qui n'est pas un avantage ; elle repose surtout sur des faits chimiques se passant *in vitro*.

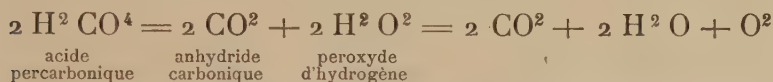
Il prend comme point de départ la décomposition de l'acide sulfureux par la radiation solaire, laquelle s'écrit :



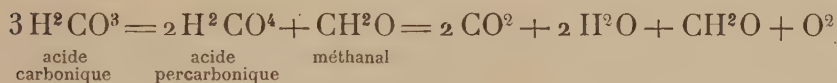
et il suppose par analogie que l'acide carbonique se décompose suivant le même mode.



$\text{H}^2 \text{ CO}^4$ serait l'acide percarbonique correspondant à l'anhydride CO^3 . Cet acide percarbonique se décomposerait ensuite spontanément ou sous l'influence des substances contenues dans les plantes, de la manière suivante :



et l'ensemble des réactions s'exprime finalement par les réactions :



et Bach s'efforce de justifier sa théorie par deux procédés. Il étudie le dédoublement de l'acide carbonique hydraté sous l'action de la radiation solaire *in vitro* et constate dans ces conditions la formation du méthanal qu'il met en évidence par la réaction de Trillat (voir page 109). Ceci n'est pas dépourvu d'intérêt, car c'est la démonstration de la possibilité chimique de la première équation de Baeyer, mais nous verrons que cette possibilité a été mise récemment en lumière par Lôb d'une manière beaucoup plus parfaite (page 106). Son second souci est de caractériser dans les plantes l'eau oxygénée qui est une des chevilles de ses réactions théoriques et il propose à cet effet un nouveau réactif (*C. R.*, t. CXIX, 1894, p. 1218) dont il vante la spécificité et la sensibilité ; seulement Bach s'est tout aussitôt aperçu que la réaction n'était pas obtenue avec

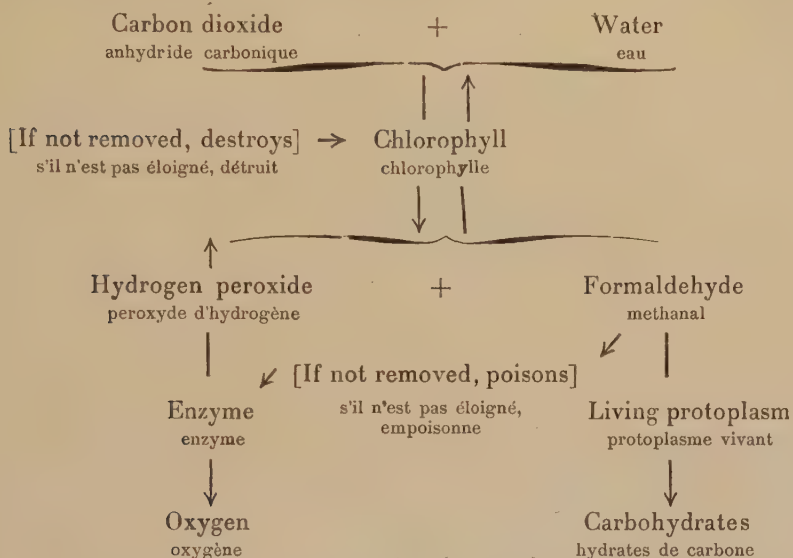
toutes les plantes et que, sur le nombre encore restreint qu'il a examiné à ce sujet, les unes renfermaient de l'eau oxygénée, les autres n'en renfermaient pas, si bien que si ce peroxyde d'hydrogène est un produit normal de la photosynthèse il nous paraît légitime d'admettre que ce processus ne reste pas partout identique à lui-même, puisque ce corps est ici et qu'il n'est pas là.

Nous avons rapproché de ce travail de Bach cette constatation faite par Peyrou que la végétation favorise la production d'ozone atmosphérique. Peyrou a constaté que, dans 22 cas sur 24, il y avait plus d'ozone au-dessus d'une culture de radis qu'au-dessus d'une terre nue, et que, dans 172 cas sur 197, la quantité d'ozone était plus grande au-dessus d'un champ de luzerne qu'au-dessus d'une terre labourée ; or, la luzerne (*Medicago sativa*) est précisément une des plantes indiquées par Bach comme ne donnant pas, par le bichromate de potasse, additionné d'aniline et d'un acide libre, la coloration violette caractéristique de H^2O^2 . Si l'on réfléchit que l'ozone ne saurait coexister avec le peroxyde d'hydrogène, on voit là un rapprochement des plus curieux. Cependant, ayant cherché à caractériser l'ozone dans les produits gazeux dégagés à la lumière par *Medicago sativa*, nous n'avons obtenu aucun résultat.

Deux auteurs anglais : Usher et Priestley, ont à leur tour imaginé un système dans lequel le peroxyde d'hydrogène intervient encore comme produit normal de l'assimilation. Ils considèrent que, de l'union de l'anhydride carbonique et de l'eau, naissent avec l'intervention de la chlorophylle et en une réaction *réversible* de la formaldéhyde¹ et du peroxyde d'hydrogène ; grâce à l'activité d'une enzyme, de l'oxygène se dégage de ce dernier ; grâce à l'activité du protoplasme vivant, la formaldéhyde se condense en hydrates de carbone. Leurs

¹ Avec, dans certains cas, formation transitoire d'acide formique ($H - CO^2H$).

conclusions, qui empruntent aux expériences ingénieuses et bien conduites dont elles résultent l'attrait de la persuasion, sont résumées dans le schéma suivant :



Ce protoplasme vivant, qui est l'agent actif de la polymérisation du méthanal, a quelque chose d'inquiétant et l'on voit poindre menaçant l'argument d'Etard : « *Formol, poison du protoplasme* ». Il est vrai que dans l'esprit des auteurs cela signifie seulement que cette transformation n'est pas sous l'empire d'une zymase et puis il y aura lieu sans doute de préciser et de dire : protoplasme du chloroplastide (voir chapitre IV).

L'élimination de l'oxygène est placée au contraire sous la dépendance d'une zymase dont le rôle dans l'ensemble de la photosynthèse est important puisque si la zymase ne fonctionne pas le peroxyde d'hydrogène s'accumule et détruit la chlorophylle.

Cependant l'importance acquise par les zymases en chimie biologique devait nécessairement conduire à cette idée que ces ferments prétendus solubles ont dans la photosynthèse

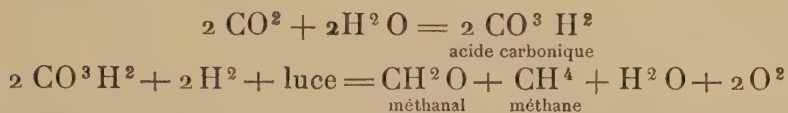
chlorophyllienne un rôle prépondérant et que leur jeu suffit à expliquer tout le mécanisme de l'assimilation du carbone. Effectivement, en 1899, Baranetzky émit l'idée que la fonction chlorophyllienne s'exerce sous l'influence d'une diastase. Friedel, puis Macchiati, ont ensuite affirmé avoir découvert cette diastase et avoir, grâce à elle, réalisé la photosynthèse chlorophyllienne en dehors de l'organisme. Leur théorie mérite encore de figurer dans le groupe des théories formoliques parce que, en faisant agir cette diastase dans des conditions convenables, ils auraient constaté en même temps qu'un dégagement d'oxygène l'apparition du méthanal. Cependant la question reste très controversée. Harry, Herzog, Ch. Bernard répétant les expériences des auteurs précédents n'ont obtenu que des résultats négatifs. Au dernier Congrès de Botanique qui se tenait à Vienne, en 1905, Molisch résumait en ces termes l'état de la question: « Meine und anderer Bemühungen, aus grünen Blättern einen Stoff zu gewinnen, der für sich oder in Verbindung mit Chlorophyllfarbstoff die Kohlensäureassimilation ausserhalb der zelle durchführt, wie dies Friedel und Macchiati gelungen sein soll, scheiterten..... Man ist daher vorläufig noch nicht berechtigt, die Kohlensäureassimilation als einen Fermentprozess zu bezeichnen¹. »

Désireux de nous faire une opinion, nous avons repris sur des feuilles de *Ligustrum vulgare* L. le procédé de Macchiati et nous devons à la vérité de dire que nous n'avons obtenu aucun résultat.

Avec l'hypothèse de Pollaci nous retombons dans le cadre des hypothèses physico-chimiques qui ne demandent rien ou à peu près aux phénomènes diastasiques. Comme nous, et avant

¹ *Résultats scientifiques du Congrès international de Botanique*, Vienne 1905, p. 181: « Mes recherches et celles de quelques autres poursuivies en vue d'extraire des feuilles vertes une substance comme celle obtenue par Friedel et par Macchiati et qui, par elle-même ou bien unie à la chlorophylle, puisse opérer, hors de la cellule, l'assimilation de l'anhydride carbonique ont échoué... On n'est donc pas encore autorisé à présenter l'assimilation de l'anhydride carbonique comme un processus diastasique. »

nous, Pollacci a eu le souci de sonder la valeur de l'hypothèse de Baeyer, mais l'étude qu'il a faite des dégagements gazeux totaux l'a conduit à formuler à son tour une nouvelle théorie d'après laquelle l'acide carbonique (CO^3H^2), premièrement formé, serait ensuite décomposé sous l'action de la lumière par l'hydrogène naissant



l'hydrogène qui est ici l'agent d'exécution principal proviendrait de réactions, de fermentations intramoléculaires; l'état naissant qu'il aurait acquis grâce à l'intervention de l'électricité en ferait un puissant réducteur; la lumière et la chlorophylle interviendraient dans la production de cette électricité, mais sans que ce point soit précisé dans la conception de l'auteur. Nous y reviendrons au chapitre V.

Avec l'hypothèse de Pollacci la série est close. L'exposé que nous venons de faire de ces hypothèses démontre ce que nous disions au début à savoir qu'aucune n'est invraisemblable et comme toutes d'ailleurs s'appuient plus ou moins sur des raisons expérimentales il y a lieu de penser que toutes ferment une part de vérité.

CHAPITRE II

LES ÉCHANGES GAZEUX

Relation entre l'oxygène et l'anhydride carbonique. — Le moment est venu d'examiner le fondement de toutes théories. Le dégagement d'oxygène depuis qu'il a été reconnu n'a guère été contesté. On a discuté sa valeur, et nous avons vu comment Meyen, qui ne se l'expliquait pas, l'avait rejeté dans la catégorie des phénomènes sans importance. On a contesté aussi qu'il fût la propriété personnelle des végétaux verts vivants; en particulier, dans les débuts, à une époque où l'on se souciait de reconnaître des dégagements de gaz, non de déterminer leur nature, Bonnet avait constaté que les feuilles mortes plongées dans l'eau dégageaient de l'air¹; mais ce fait ne doit pas nous arrêter. Tout le monde sait en effet que lorsqu'on plonge un corps dans l'eau, surtout un corps poreux, l'air qui se trouvait emprisonné dans ses mailles se dégage. L'air dont Bonnet constate le dégagement n'est sans doute pas autre chose, à moins que la cause en doive être attribuée à quelque phénomène physique du genre de celui qui fut reconnu, un peu plus tard, par Thompson². Cet auteur constata que les feuilles sèches, le bois de peuplier

¹ Bonnet, *Recherches sur l'usage des feuilles dans les plantes*, 1754, p. 33.
« Ce ne sont pas seulement les feuilles plongées vivantes dans l'eau qui s'y couvrent de bulles; je n'en ai pas moins observé sur des feuilles mortes, sur des feuilles cueillies depuis plus d'un an. Ce fait achève de démontrer que les bulles qui s'élèvent sur les feuilles vertes et qui végètent encore ne sont pas l'effet de quelque mouvement vital. »

² Thompson, Experiments on the production of dephlogisticated air from water with various substances (*Philos. Transact.*, 1787).

noir séché après être coupé, la soie crue, les fils de verre fournissent tous au soleil, sous l'eau, de « l'air pur ».

Cette année même, M. le professeur R. Dubois¹ a signalé qu'en plongeant dans de l'eau de mer des tubes contenant des solutions diversement colorées, des bulles se déposent sur la paroi externe de ces tubes et que les tubes renfermant des solutions vertes (chlorophylle d'algue, chlorure de nickel, vert lumière), se couvrent de bulles plus vite et en plus grande abondance.

C'est encore là un phénomène physique et le résultat des expériences suggérées à M. R. Dubois, par M. Lippmann, permet de lui attribuer comme cause l'absorption élective des radiations calorifiques.

Il est bien possible, comme le suppose M. le professeur Dubois, et ceci est même très vraisemblable, qu'il a un certain retentissement sur les phénomènes de respiration tégumentaire des organismes colorés.

Au point de vue spécial qui nous occupe, on ne peut d'ailleurs que répéter avec Senebier que ces faits, et spécialement ceux rapportés par Thompson, ne portent en aucune façon atteinte à la faculté qu'ont les feuilles plongées sous l'eau de dégager de l'oxygène au soleil.

On pourrait peut-être, il est vrai, objecter que cette faculté n'est pas différente de celle des corps inertes, ce qui reviendrait à dire qu'il n'existe pas de fonction chlorophyllienne.

Mais une raison au moins s'oppose à ce que l'on confonde, comme le faisait Thompson, la fonction chlorophyllienne avec un dépôt de bulles sur des corps inertes : c'est que ces bulles se déposent très bien, sur des tubes de verre par exemple, en l'absence de toute radiation *lumineuse*. A température égale, un tube de verre plongé dans l'eau se couvre de bulles tout aussi bien dans l'obscurité la plus profonde qu'à la lumière du

¹ R. Dubois, Influence de la lumière solaire sur le dégagement et sur l'orientation des molécules gazeuses en dissolution dans l'eau de mer (*C. R.*, t. CXLVI, n° 8, 24 février 1908).

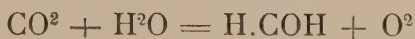
soleil, ce qui indique que ce sont ici les radiations infra-rouges, de longueur d'onde $\lambda > 0 \mu 8$ qui sont en cause, alors que de nombreuses expériences ont établi que l'assimilation chlorophyllienne est sous la dépendance étroite des radiations du *spectre visible* ($0 \mu 8 > \lambda > 0 \mu 4$ et spécialement $\lambda = 0 \mu 700$).

On ne saurait donc confondre la fonction chlorophyllienne avec un pareil phénomène physique, et il ne s'agit bien là, comme le dit M. Dubois, dans la note précitée, que d'une simulation du dégagement que l'on observe à la surface, notamment d'algues vertes plongées dans l'eau et exposées au soleil.

Ce n'est pas à dire d'ailleurs, qu'au début, lorsqu'une plante vient d'être plongée dans l'eau, une part des bulles qui se déposent tout d'abord sur elle ne puisse être attribuée à ce phénomène physique, lequel peut ainsi entrer comme une cause d'erreur dans les méthodes basées sur la numération des bulles ou même dans toute autre méthode s'appliquant à l'étude des plantes aquatiques.

Il faut bien ajouter aussi, pour ruiner l'idée de Thompson, que ni les feuilles sèches, ni le bois de peuplier noir, ni la soie crue, ni les fils de verre ne donnent à observer un dégagement d'oxygène *dans l'air*, alors que ce dégagement est *démontré* pour les végétaux verts.

Ce fait reconnu par Bonnier et Mangin, que, respiration mise à part, le rapport $\frac{O^2}{CO^2} \neq 1$ a donné à penser que l'équation :



n'exprimait pas la totalité du phénomène, puisque s'il en était ainsi, le rapport en question serait l'unité; la fixation d'une molécule (2 volumes) CO^2 impliquant le dégagement d'une molécule (2 volumes) d'oxygène. On a donc été amené à penser, avec raison sans doute, qu'il y avait une décomposition simultanée de l'eau.

Mais la relation entre la fixation de CO^2 et le dégagement

d'oxygène n'a guère été mise en doute. Cependant, une récente observation de M. le professeur R. Dubois permettrait de penser que de l'oxygène peut se dégager sans qu'il y ait de l'anhydride carbonique dans le milieu extérieur. Voyons ce qui en est : l'observation porte sur une algue marine et M. R. Dubois recherche quelles conditions de milieu sont nécessaires pour que cette algue dégage des bulles d'oxygène. Voici en quels termes cette observation est rapportée :

J'ai pris cinq éprouvettes à pied A, B, C, D, E. En A, j'ai introduit de l'eau de mer naturelle et des filaments d'une confervacée marine *Chætomorpha crassa* Kutzing. Cette éprouvette sert de témoin. B, C, D, E. contiennent de l'eau de mer purgée de gaz par l'ébullition et refroidie à la même température que A. Dans ces quatre éprouvettes, on introduit avec précaution pour ne pas entraîner des gaz, des filaments de *Chætomorpha*. Le tout est exposé au soleil. Au bout de peu de temps, de nombreuses bulles gazeuses se dégagent en A. Plus d'une heure après, on ne constate rien en B, C, D, E. On introduit quelques bulles de CO^2 en B et une quantité assez abondante du même gaz en C sans pouvoir faire apparaître le dégagement. De l'éprouvette E, on retire un peu d'eau bouillie, et on agite l'algue avec l'eau de façon à bien aérer le tout; avec un agitateur de verre, on facilite le dégagement des bulles retenues mécaniquement : quand les bulles en question ont cessé de paraître, on expose de nouveau E au soleil; bientôt apparaît le dégagement gazeux. On ne saurait attribuer ce dégagement à la quantité infinitésimale de CO^2 contenue dans l'air, introduit par agitation. On ne peut pas non plus l'expliquer par une décomposition de CO^2 contenue dans l'algue, car celle-ci aurait pu s'effectuer dans l'eau bouillie et dans B et C surtout.

Il ne s'agit pas d'air entraîné mécaniquement pour plusieurs raisons : la première est que des algues plongées dans l'eau bouillie et bouillante, puis refroidie, ne donnent lieu à aucun dégagement après agitation, comme en E. La seconde, c'est qu'en retirant doucement les filaments inactifs de l'eau bouillie froide et en les immergeant lentement dans de l'eau de mer naturelle, on ne tarde pas à voir reparaître le dégagement depuis longtemps suspendu,

On peut ajouter qu'il n'y a pas ici de phénomène cellulaire, car le dégagement gazeux s'effectue au soleil, dans de l'eau contenant de fortes proportions de formol (jusqu'à 25 o/o de la solution du commerce).

Je ne vois d'autre moyen d'expliquer ces expériences qu'en admettant que l'algue prend de l'oxygène dans le milieu ambiant et qu'elle le rejette

au fur et à mesure sous l'influence de la lumière. Quand celle-ci n'agit pas, l'oxygène n'est pas rejeté; il sert à la respiration et aux phénomènes bioprotéoniques, c'est alors principalement de l'acide carbonique qui est éliminé.

Ordinairement, il y a un enchevêtrement de ces deux phénomènes plus ou moins accentué suivant les circonstances ¹.

Ce que nous devons retenir de cet exposé, c'est que l'algue en question est capable de dégager de l'oxygène en l'absence de tout gaz carbonique; puisqu'il apparaît que l'anhydride carbonique introduit du fait de l'air est en quantité infinitésimale et sans relation volumétrique ou pondérale avec la masse d'oxygène dégagée. Peut-être, cependant, le rôle de ce CO² n'est-il pas nul, car on le trouve dans une bulle, dans la même proportion où il serait dans un mètre cube; mais ce qui paraît clair, c'est qu'il y a déséquilibre complet entre sa masse et celle de l'oxygène dégagé. Voilà le fait. Apparaît-il comme isolé? Pas qu'il semble. Les plantes grasses, les cactées ont déjà fourni des observations du même ordre, et l'on sait que Spallanzani² avait, en opérant sur des plantes, présenté des expériences qui devaient donner et qui donnèrent effectivement à réfléchir à Sénebier. Spallanzani se propose d'étudier les phénomènes produits sur ces plantes par l'acide carbonique dissout dans l'eau. « Dans ce but, dit-il, je pris trois récipients égaux, j'en remplis un avec l'eau commune de mon puits, qui contient un peu d'acide carbonique; je remplis le second avec cette eau privée de son acide carbonique par l'eau de chaux; je remplis enfin le troisième avec une eau chargée d'une forte quantité d'acide carbonique, j'introduisis sous chacun de ces récipients quelques lames du *Cactus cochinifer*, et j'exposai ces trois récipients au soleil pour observer les phénomènes qui

¹ Raphaël Dubois, Sur le mécanisme intime de la fonction chlorophyllienne (*C. R. Soc. Biol.*, LXII, p. 116).

² Œuvres posthumes réunies et publiées par Sénebier : *Rapports de l'air avec les êtres organisés ou traités de l'action du poumon et de la peau des animaux sur l'air, comme de celle des plantes sur ce fluide*. Tirés des journaux d'observations et d'expériences de Lazare Spallanzani.

s'offriroient à moi », et il observe après trois quarts d'heure d'exposition au soleil que le dégagement donné par le cactus plongé dans l'eau chargée d'acide est au dégagement de chacun des deux autres tubes comme 5 est à 1. Ce dont il conclut que l'acide carbonique favorise le dégagement gazeux, mais que ce dégagement peut se produire en son absence puisqu'il n'est pas plus abondant dans l'eau de son puits que dans cette même eau privée de CO^2 .

En son temps, Senebier a réfuté les conclusions de Spallanzani et il a expliqué à sa manière les résultats de ce dernier. Tout d'abord il remarque, d'accord en cela avec Spallanzani, que le fait du dégagement de gaz en l'absence de CO^2 n'est pas général; ensuite, l'oxygène rendu dans ces conditions par les feuilles exposées au soleil lui paraît être le produit de l'air ou du gaz contenu dans la feuille, et il justifie cette manière de voir par une série d'expériences qui peuvent se résumer ainsi :

1° Le dégagement est de courte durée;

2° Les feuilles vont bientôt à fond;

3° Les feuilles ainsi coulées ne donnent point d'air à la pompe pneumatique, alors que les feuilles fraîches en donnent;

4° Les feuilles privées d'air par la machine pneumatique mises sous l'eau chargé d'acide carbonique remontent à la surface, mises sous l'eau distillée et bouillie, elles restent au fond;

5° Les feuilles privées d'air exposées au soleil sous l'eau chargée de CO^2 donnent beaucoup d'oxygène. Ces mêmes feuilles disposées dans l'eau distillée et bouillie ne dégagent rien.

Les expériences de Senebier se rapportant aux feuilles aériennes, c'est pour celles-ci seulement que vaut son argumentation.

D'une manière générale, on interprète¹ aujourd'hui le déga-

¹ Belzung, *Anatomie et Physiologie végétales*, Paris, 1900.

gement possible d'oxygène en l'absence d'anhydride carbonique dans le milieu en disant que la plante assimile l'anhydride carbonique de sa propre respiration et que celle-ci étant peu active, il n'est absorbé de son fait qu'une partie de l'oxygène mis en liberté, l'autre pouvant s'échapper dans l'atmosphère.

A cet anhydride carbonique s'ajoute peut-être celui qui résulte des respirations moléculaires (anaérobies) qui ont leur siège au sein de la cellule.

Le fait que la plante plongée dans l'eau distillée n'assimile pas en dépit de l'anhydride carbonique qu'elle peut renfermer ou qui peut naître des respirations moléculaires invoquées ici, n'infirme pas l'explication, car si depuis Claude Bernard on sait séparer l'assimilation de la respiration ; encore faut-il dire que l'on ne peut supprimer que la seule assimilation, jamais la respiration. Il n'existe aucun moyen de supprimer la respiration d'une plante en lui conservant sa fonction d'assimilation.

Or une plante plongée dans l'eau distillée et bouillie est empêchée de manifester sa respiration aérobie ; ajouter de l'anhydride carbonique à ce milieu inerte n'ajoute rien quant à la possibilité respiratoire.

C'est un fait en tout cas que l'on ne connaît pas de plante qui assimile sans respirer et que l'on ne connaît pas de moyen de produire ce phénomène.

Je sais bien que J. Friedel¹, opérant sur l'*Evonymus japonicus* a pu constater l'existence d'une assimilation chlorophyllienne en l'absence d'oxygène ; mais ceci veut dire seulement que la fonction chlorophyllienne peut être déclanchée dans une atmosphère originairement dépourvue d'oxygène nullement que pendant toute la durée de l'expérience (ici 6 h. 20) la plante n'a pas respiré et Friedel le dit expressément : « Le phénomène de la résistance à l'asphyxie remplace au début, pendant un temps très court celui de la respiration

¹ J. Friedel, Assimilation chlorophyllienne en l'absence d'oxygène (*C. R.*, 140, 1905).

quand l'oxygène fait défaut. Dès que l'assimilation chlorophyllienne s'est produite, le phénomène de la respiration peut reprendre grâce à une partie de l'oxygène provenant de l'assimilation. »

La plante en milieu inerte se trouve dans un état de vie suspendue, ou de vie ralentie bornée dans ses manifestations à sa respiration moléculaire.

Mais que l'on ajoute de l'oxygène alors la respiration aérobie est déclanchée et l'établissement d'une sorte d'*auto-assimilation* devient possible — non nécessaire. C'est ici surtout que l'introduction d'une quantité infinitésimale d'anhydride carbonique peut n'être pas négligeable, cette minime quantité peut être l'*amorce* de cette auto-assimilation dont le cycle des réactions est nécessairement limité dans le temps car la plante assimilant son propre carbone sans emprunt nouveau à l'extérieur ce phénomène doit être de courte durée et il n'est pas suprenant qu'il aille rapidement en s'affaiblissant. C'est une nécessité inéluctable pour la plante que d'emprunter son carbone au milieu et si ce carbone ne lui est pas offert (eau distillée et bouillie + oxygène) elle ne doit pas pouvoir vivre bien longtemps; son état est pathologique.

L'observation si intéressante relatée par M. le professeur R. Dubois trouve donc dans le cadre même de la théorie classique une explication fort plausible et qui me paraît plus vraisemblable que celle qu'il propose.

A priori d'ailleurs on peut dire que toute observation qui tendrait à prouver que dans un temps donné un dégagement d'oxygène est possible en l'absence d'anhydride carbonique ne pourrait suffire à infirmer la relation qui lie normalement l'absorption de ce gaz au dégagement d'oxygène car c'est un fait que ce gaz est absorbé et on ne conçoit pas d'autre part la possibilité d'une organisation de ce carbone sans une réduction corrélative (voir chapitre I). La nécessité de cette réduction est clairement exprimée par M. Dubois dans la deuxième partie de la note dont nous parlions plus haut:

Dans une deuxième série d'expériences, dit-il, j'ai cherché comment peuvent s'expliquer les faits que je viens de signaler.

L'action de la cellule doit être éliminée parce qu'elle est supprimée par le formol, tandis que celle des zymases ne l'est pas (au moins pour celles que nous avons essayées).

La chlorophylle *seule* ne fournit aucun renseignement satisfaisant; il faut qu'un corps actif intervienne, et l'on est amené, par élimination, à supposer l'intervention d'une zymase, à effet réversible, sous l'influence de la lumière, ou de deux zymases, l'une oxydante et l'autre réductrice. J'ai bien extrait de *Chætomorpha* un corps qui paraît être réducteur à la lumière et oxydant à l'obscurité, mais des recherches complémentaires me paraissent nécessaires avant de prétendre à une explication satisfaisante des faits signalés dans cette note.

Cependant quelle que démontrée que soit cette relation qui unit le dégagement d'O à l'absorption de CO² une démonstration de plus ne nous a pas paru superflue. Dans ce but nous avons refait avec critique l'expérience classique sur l'*Elodea canadensis* Michx; expérience décrite dans tous les ouvrages, reproduite dans tous les cours.

Le dispositif usuel: éprouvette retournée sur un cristalliseur ou entonnoir renversé sur une large éprouvette, très satisfaisant lorsqu'il s'agit de montrer le phénomène normal: plante normale dans un milieu normal; offre dans le cas d'un milieu anormal (eau distillée et bouillie, eau distillée et bouillie + oxygène, eau distillée et bouillie + CO²) l'inconvénient de laisser une trop large surface de ce milieu au contact de l'air atmosphérique. Pour réduire cet inconvénient à son minimum nous avons adopté le dispositif que voici: On prend un ballon (fig. 1) portant latéralement un tube courbé à angle droit de petit diamètre, mais non capillaire. Le col du ballon est fermé par un bouchon de caoutchouc traversé par un tube coudé fermé par un robinet. Ce tube affleure juste à la surface interne du bouchon. Les *Elodea canadensis* Michx sont introduits dans le ballon et celui-ci est rempli du liquide soumis à l'expérience, on le bouche. Si des gaz se dégagent ils viennent s'accumuler en A, en même temps que le niveau monte dans le tube T. La

surface libre de ce tube est la seule surface du milieu en contact avec l'air, elle est très réduite et le contact peut être complètement supprimé en recouvrant cette surface d'une goutte d'huile. Dans ces conditions, le ballon étant exposé à la

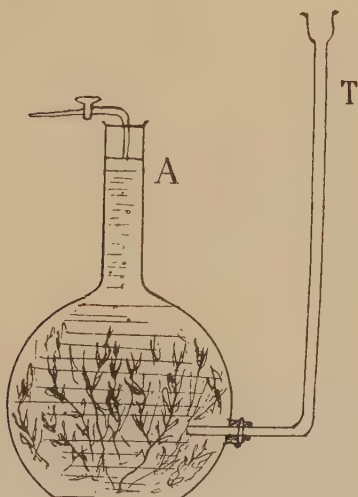


FIG. 1. — Dispositif pour l'étude des dégagements de gaz des plantes aquatiques.

lumière solaire le résultat de nos expériences plusieurs fois répétées a été le suivant :

MILIEU	DÉGAGEMENT D'O
—	—
Eau naturelle	+
Eau distillée et bouillie	néant
Eau distillée et bouillie + CO ² (sous forme d'eau de Seltz)	néant
Eau distillée et bouillie + O	néant
— + O + CO ²	+

NÉCESSITÉ DE LA CHLOROPHYLLE

Le deuxième fondement de la théorie classique est dans la nécessité de la chlorophylle ou d'une chlorophylle, matière

verte à bandes d'absorption déterminées dans la région visible du spectre, pour produire la décomposition endothermique de CO^2 .

Pringsheim avait imaginé que l'énergie ainsi absorbée ne produisait qu'un travail négatif en ce sens que, non absorbée, elle aurait provoqué une oxydation du protoplasme sous-jacent. C'est la théorie de l'écran, qui a été réduite à néant par Engelmann.

Cependant certains êtres, qui ne sont pas verts, exécutent un travail analogue aux végétaux verts, tels sont les Purpuro-bactéries. Celles-ci, grâce à la bactério-purpurine dont elles sont pourvues, exécutent ce travail en utilisant les radiations infra-rouges. Ce n'est, en somme, qu'un déplacement dans l'échelle des longueurs d'onde et le principe de l'absorption d'énergie par l'entremise d'un pigment n'est pas atteint. Il n'en est pas de même pour les microbes dont parle Winogradsky. Ce sont les microbes de la nitrification, ceux qui opèrent la transformation $\text{AzH}^3 \rightarrow \text{AzO}^2\text{H}$. Winogradsky a observé et Godlewsky a confirmé que, bien qu'incolores, ces microbes sont capables d'organiser le carbone en l'empruntant à CO^2 de l'air et cela en l'absence de toute radiation lumineuse. On explique la chose en disant que l'énergie qui n'est pas empruntée au soleil l'est à la combustion de l'ammoniaque ; seulement ce fait nouveau permet de mettre en doute la légitimité de la division des végétaux en chlorophylliens et achlorophylliens. On peut se demander si de pareilles chimiosynthèses ne sont pas plus générales et si les végétaux achlorophylliens ne sont pas capables d'en manifester soit par eux-mêmes, soit grâce au concours de microbes avec lesquels ils pourraient entrer dans une association symbiotique.

Ceci revient à mettre en cause la relation qui lie l'absorption de CO^2 avec la lumière et la chlorophylle.

Pour reprendre cette question, il eût été puéril de refaire les nombreuses expériences se rapportant aux échanges gazeux des champignons.

Les végétaux à panachure blanche ont suscité beaucoup moins d'observations. Ceci nous a incité à en faire une étude attentive et cette étude nous a permis non seulement de résoudre par la négative, conformément aux observations antérieures, la question de l'assimilation du carbone par les parties blanches, mais encore de dégager une relation nouvelle entre l'intensité d'assimilation et la masse de la chlorophylle.

VÉGÉTAUX PANACHÉS DE BLANC. — AUTOPARASITISME

La panachure des végétaux en général est assez peu expliquée ; mais la panachure blanche, celle où l'on voit des feuilles ou même des branches entières complètement décolorées, n'est pas un mince sujet d'étonnement.

Sur la cause de ce phénomène, et même sur son apparition, on ne sait rien. Moretti¹ pense que c'est une maladie capable de se propager en toutes directions. Pour de Candolle² c'est une monstruosité bizarre. On n'a presque rien dit depuis et c'est encore dans le chapitre consacré à la tératologie que Delacroix traite de l'albinisme dans son récent ouvrage sur les maladies non parasitaires des plantes cultivées. Maladie ou monstruosité, il faut bien dire qu'on ne lui a découvert ni cause physiologique, ni cause microbienne ; car s'il est vrai, comme le rapporte Pantanelli³, que la décoloration soit due à l'accumulation de diastases oxydantes destructives de la chlorophylle, ceci ne peut être considéré que comme le premier effet d'une cause qui échappe encore.

¹ Moretti, *De Nonnulis physiol. botan.*, 1831.

² Aug. Pyrame de Candolle, *Physiologie végétale ou exposition des forces et des fonctions vitales des végétaux*, Paris, 1832. « Les panachures des feuilles sont un genre de monstruosité très bizarre ; elles paraissent souvent liées à la reproduction par graines et même à l'hybridité », p. 734. Ceci est peut-être un peu avancé ; on sait, en effet, que la panachure est transmissible surtout par bouturage et par greffe, rarement par semis.

³ Pantanelli, *Studi sull' albinismo nel regno vegetale*, Malpighia, 1903-1904.

Il faut reconnaître aussi que les plantes qui en sont atteintes n'en paraissent pas affectées et ne s'en portent pas plus mal. Même ce nanisme, qu'a cru découvrir d'Hubert¹ dans les végétaux panachés, n'est nullement frappant : on peut voir à Lyon, au Parc de la Tête-d'Or, des *Acer negundo* L. var. *foliis albo variegatis*, qui ne le cèdent en rien comme dimension et force à l'espèce type cultivée à côté et la même remarque s'applique à tous les végétaux panachés que nous avons observés.

La cause ne nous occupera pas. Nous constatons le fait. La question que nous nous posons est celle-ci : Les feuilles blanches assimilent-elles et quelle capacité d'assimilation possèdent les feuilles panachées ?

La première partie a déjà été abordée ; c'est ainsi qu'Engelmann² lui a appliqué cette ingénieuse méthode des bactéries dont il est l'inventeur et dont on a surtout vanté l'élégance à propos de la recherche des radiations utiles à l'assimilation, c'est-à-dire précisément là où elle est sujette à caution puisque les phénomènes de phototactisme sont susceptibles d'en troubler les résultats. Rien de pareil n'est à craindre ici puisque l'on opère en lumière blanche, et l'on doit louer sans réserve une méthode qui permet de déceler la trillionième partie d'un milligramme d'oxygène, ce qui, d'après Clerk Maxwell, van der Waals, Stoney, Lord Kelvin et d'autres, peut être considéré comme représentant approximativement la valeur du poids d'une molécule d'oxygène ; si bien qu'un dégagement, même intermittent, d'une particule d'O du protoplasma incolore, pourrait être mis en évidence. Or, en opérant ainsi sur des feuilles albinotiques d'érable et de lierre, Engelmann n'a pas constaté qu'un pareil dégagement se produise à la lumière.

¹ D'Hubert et Boussus, *Végétaux panachés*, résumé in *Rev. générale Bot.*, 1905.

² Engelmann, Couleur et Assimilation (*Ann. des Sciences naturelles, Bot.*, t. XV, 1883).

Après lui Griffon¹ a présenté sur la panachure colorée un grand nombre de documents des plus intéressants mais la panachure blanche, celle qu'il appelle panachure proprement dite ne l'a pas arrêté.

Etard² rapporte qu'il existe au jardin botanique de Séville un curieux oranger portant deux branches à feuilles blanches odorantes et vigoureuses comme les feuilles vertes développées sur le même arbre. L'analyse spectrale de ces feuilles ne laisse percevoir qu'une bande chlorophyllienne des plus faibles. Ces feuilles n'assimilent donc pas et Etard crée à ce propos le terme d'*autoparasitisme* qui est heureux et qui mérite d'être conservé. Seulement l'analyse spectrale ne suffit pas pour reconnaître la non-absorption de l'anhydride carbonique ; la mesure des échanges gazeux entre la plante et l'atmosphère permet seule de se prononcer. C'est à une pareille mesure que nous avons procédé sur divers végétaux panachés de blanc.

Nos observations ont porté sur *Acer negundo* L., var. *foliis albo variegatis*, *Arundo Donax* L. *versicolor* Hort., *Pelargonium zonale* L. var *M^{ne} Salleron*, *Caladium bicolor* Vent.

L'*acer negundo* L. var. *foliis albo variegatis* est un arbuste atteignant quelquefois une assez belle dimension et qui dérive par variation de *Negundo aceroïdes* Moench syn. : *Acer negundo* Lin., *Negundo fraxinifolium*, *Acer fraxinifolium* Nutt non Rafin, *Negundo Fraxinus* Bourg, *Negundo virginianum* Medic, *Acer californium* D. Diet non Torr. + Gray.

Il offre un mélange de feuilles les unes vertes, les autres panachées, les autres complètement blanches. Vu de loin, il donne d'une manière générale l'impression du blanc ; mais les rameaux à feuilles complètement blanches sont peu fréquents et ce sont les feuilles panachées vert et blanc qui dominent. Cette diversité de feuilles, la présence de feuilles blanches, la facilité que nous avons de comparer les résultats donnés par

¹ Griffon *l'Assimilation chlorophyllienne et la coloration des plantes* (th. Sc., Paris, 1899).

² Etard, *la Biochimie et les Chlorophylles*, Paris, 1906, p. 61.

la variété panachée à ceux de l'espèce type placée dans les mêmes conditions rendait plus instructive l'étude des échanges gazeux de cette plante. Nos trois autres plantes ne présentent chacune que quelques-uns des avantages qu'on voit tous réunis dans celle-ci. Le *Pelargonium zonale* L. var. *M^{me} Sal-leron* a des feuilles panachées de blanc et d'autres complètement blanches d'où possibilité d'étudier les échanges gazeux des feuilles complètement blanches; mais les feuilles de l'espèce type ne sont pas franchement vertes (liséré brun), la comparaison de l'espèce type à la variété panachée de blanc aurait donc pu être entachée d'erreur. Ceci n'était pas le cas de l'*Arundo Donax* L. où la comparaison était possible entre l'espèce type à feuilles complètement vertes et la variété panachée; mais cette variété panachée *Arundo Donax* L., *versicolor* Hort., n'a que des feuilles panachées, point de complètement blanches. Enfin pour le *Caladium*, ce sont des variétés seulement qu'il nous a été donné d'observer et nous n'avons trouvé dans aucune d'elles des feuilles complètement blanches. Là où la chlorophylle ne forme pas des taches dans le parenchyme foliaire; là où ce parenchyme est si complètement blanc et translucide qu'on peut le comparer au péritoine d'un animal, la chlorophylle existe néanmoins, elle est alors répandue dans les nervures; l'anomalie est en elle-même assez rare pour mériter d'être notée. Les expériences portant sur ces dernières plantes ont elles aussi leur intérêt en ce sens qu'elles nous renseignent sur la relation qui peut exister entre la masse de chlorophylle et l'intensité d'assimilation et c'est un renseignement du même genre que l'on peut tirer de l'*Acer negundo* panaché où la surface foliaire chlorophyllienne est toujours à peine la moitié de la surface foliaire totale et aussi de la comparaison des échanges gazeux de l'*Arundo Donax* espèce type et variété panachée.

La technique de toutes ces expériences a été la suivante. La plante est enfermée sous une cloche (fig. 2) de verre suifée sur un plateau de verre. Par un tube courbé fermé par un robinet,

qu'elle porte latéralement, cette cloche peut être mise en communication avec une petite pompe à mercure P. Les gaz à analyser sont recueillis dans une petite éprouvette renversée sur la cuve C de cette pompe.

Pour les analyses nous avons employé l'appareil de Bonnier et Mangin dont le fonctionnement est bien connu. Cet appareil permet des analyses rapides ce qui est un avantage appréciable. Un quart d'heure environ suffit à une analyse; dans ces conditions toutes corrections de température et de

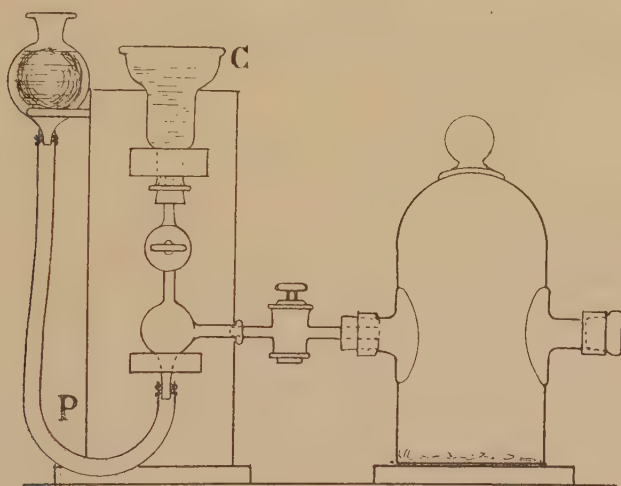


FIG. 2. — Dispositif pour le prélèvement des gaz.

pression deviennent superflus. Il est vrai qu'il oblige à opérer sur un très petit volume de gaz et que ceci peut communiquer à la moindre erreur une grosse importance. Mais lorsqu'il s'agit uniquement d'expériences comparatives comme c'est le cas ici, ceci n'est pas un inconvénient; en effet toute erreur introduite du fait de l'appareil entre comme constante dans les résultats et d'autre part avec un peu d'habitude et beaucoup de soins, en répétant notamment plusieurs fois la même analyse, on peut facilement se mettre à l'abri des erreurs qui pourraient se glisser du fait de l'observateur. Je ferai remar-

quer à ce propos qu'il est indispensable, au moment de faire une lecture de ramener son gaz *dans le même sens*; en effet si le gaz est ramené tantôt de gauche à droite et tantôt de droite à gauche les lectures ne seront pas comparables car dans le premier cas le gaz est soumis à une compression, dans le deuxième à une décompression.

Acer negundo Lin.

Espèce type (feuilles vertes).

1° La branche coupée plonge dans l'eau ordinaire. La cloche qui la recouvre est exposée en pleine lumière sur une pelouse du Parc de la Tête-d'Or.

Etat de l'atmosphère : temps brumeux.

Hauteur barométrique 763 millimètres.

Température : . . . + 19° C.

Durée de l'expérience : 6 heures.

ANALYSE INITIALE :

Volume de gaz = 40,2

CO² = 1

O = 7,1

ANALYSE FINALE :

Volume de gaz = 40,2

— après absorption par KOH . . . = 39,9

— après ab. par le pyrogallate de potasse = 31,7

CO² = 0,3

O = 8,2

$\frac{\text{Diminution CO}^2}{\text{Augmentation O}} = \frac{0,7}{1,1}$

2° Même état de l'atmosphère. La cloche est recouverte d'un épais voile noir.

Durée de l'expérience : 2 h. 1/2.

ANALYSE INITIALE :

Volume de gaz = 39,9

CO² = 0,3

O = 8,1

ANALYSE FINALE :

Volume de gaz	= 39,9
— après absorption par KOH,	= 38,9
— après ab. par le pyrog. de pot. . . .	= 31,9
CO ² =	1
O =	7
Augmentation CO ²	= $\frac{0,7}{1,1}$
Diminution O	

3° La cloche est exposée en plein soleil.

Etat de l'atmosphère : beau soleil.

Hauteur barométrique 765 millimètres.

Température + 27° C.

Durée de l'expérience : 1 h. 1/2.

ANALYSE INITIALE :

Volume de gaz	= 40
CO ² =	0,6
O =	7,1

ANALYSE FINALE :

Volume de gaz	= 40
— après absorption par KOH	= 39,7
— après ab. par le pyrog. de pot. . . .	= 31,9
CO ² =	0,3
O =	7,8
Diminution CO ²	= $\frac{0,3}{0,7}$
Augmentation O	

4° La plante est mise à l'obscurité sous une cloche noire.

Durée de l'expérience : 19 heures.

ANALYSE INITIALE :

Volume de gaz	= 40,2
CO ² =	0,3
O =	7,7

ANALYSE FINALE :

Volume de gaz	= 40,2
— après absorption par KOH	= 39

Volume de gaz après ab. par le pyrog. de pot. = 33,1

CO² = 1,2

O = 5,9

$$\frac{\text{Augmentation CO}^2}{\text{Diminution O}} = \frac{0,9}{1,8}$$

5° La plante est exposée au soleil.

Etat de l'atmosphère : temps découvert.

Hauteur barométrique 762 millimètres.

Température + 18° C.

Durée de l'expérience : 4 heures.

ANALYSE INITIALE :

Volume de gaz = 50

CO² = 0,7

O = 8,8

ANALYSE FINALE :

Volume de gaz = 50

— après absorption par KOH. . . . = 49,9

— après ab. par le pyrog. de pot. . . = 40,1

CO² = 0,1

O = 9,8

$$\frac{\text{Diminution CO}^2}{\text{Augmentation O}} = \frac{0,6}{1}$$

Acer negundo L. var. foliis albovariegatis.

A. — Branche panachée.

Une branche panachée de cette variété (fig. 3), plongeant par sa tige dans l'eau ordinaire est enfermée sous une cloche de verre et on institue une série d'expériences pour déterminer le sens et la valeur des échanges gazeux de cette branche.

1° La cloche est exposée en plein soleil.

Etat de l'atmosphère : temps très clair.

Hauteur barométrique 766 millimètres.

Température + 28° C.

Durée de l'expérience : 1 heure.

ANALYSE INITIALE :

Volume de gaz = 49,9
 $\text{CO}^2 = 0,3$
 $\text{O} = 9,6$

ANALYSE FINALE :

Volume de gaz = 49,9
 — après absorption par KOH . . . = 49,8
 — apr. ab. par le pyrog. de pot. . . = 39,6
 $\text{CO}^2 = 0,1$
 $\text{O} = 0,2$

$$\frac{\text{Diminution } \text{CO}^2}{\text{Augmentation } \text{O}} = \frac{0,2}{0,6}$$

2° La branche reste pendant toute une nuit à l'obscurité.

Hauteur barométrique 768 millimètres.
 Température + 15° C.
Durée de l'expérience : 14 heures.

ANALYSE INITIALE :

Volume de gaz = 47,4
 $\text{CO}^2 = 0,3$
 $\text{O} = 9,1$

ANALYSE FINALE :

Volume de gaz = 47,4
 — après absorption par KOH . . . = 43,1
 — apr. ab. par le pyrog. de pot. . . = 37,9
 $\text{CO}^2 = 4,3$
 $\text{O} = 5,2$

$$\frac{\text{Augmentation } \text{CO}^2}{\text{Diminution } \text{O}} = \frac{4}{3,9}$$

3° La cloche est abandonnée pendant quatre heures en plein soleil.

Etat de l'atmosphère : beau soleil.

Hauteur barométrique 761 millimètres.
 Température + 19° C.

ANALYSE INITIALE :

Volume de gaz = 50,5
 $\text{CO}^2 = 4,5$
 $\text{O} = 5,5$

ANALYSE FINALE :

Volume de gaz = 50,5
 — après absorption par KOH. . . . = 46,7
 — après ab. par le pyrog. de pot. . . = 40,2
 $\text{CO}^2 = 3,8$
 $\text{O} = 6,5$

$$\frac{\text{Diminution } \text{CO}^2}{\text{Augmentation } \text{O}} = \frac{0,7}{1}$$

4° La cloche est exposée pendant huit heures à la lumière diffuse.

Etat de l'atmosphère :

Hauteur barométrique. 766 millimètres.
 Températures extrêmes { min. . + 19° C.
 { max. . + 30° C.

ANALYSE INITIALE :

Volume de gaz = 41,3
 $\text{CO}^2 = 3,09$
 $\text{O} = 5,31$

ANALYSE FINALE :

Volume de gaz = 41,3
 — après absorption par KOH . . . = 38,6
 — après ab. par le pyrog. de pot. . . = 32,2
 $\text{CO}^2 = 2,7$
 $\text{O} = 6,4$

$$\frac{\text{Diminution } \text{CO}^2}{\text{Augmentation } \text{O}} = \frac{0,4}{1,1}$$

B. — Branche complètement blanche.

1° Une branche complètement blanche est mise sous cloche et exposée au soleil pendant deux heures.

ANALYSE INITIALE :

Volume de gaz = 47,7
 $\text{CO}^2 = 0,19$
 $\text{O} = 9,1$

ANALYSE FINALE :

Volume de gaz 47,7
 — après absorption par KOH. 45,3
 — après ab. par le pyrog. de pot. 37,8
 $\text{CO}^2 = 2,4$
 $\text{O} = 7,5$

$$\frac{\text{Augmentation CO}^2}{\text{Diminution O}} = \frac{2,3}{1,6}$$

2° Une branche complètement blanche est abandonnée sous cloche pendant vingt-quatre heures, soit environ treize heures à la lumière et onze heures à l'obscurité.

ANALYSE INITIALE :

Volume de gaz = 47,1
 $\text{CO}^2 = 0,19$
 $\text{O} = 9$

ANALYSE FINALE :

Volume de gaz 47,1
 — après absorption par KOH. 43,7
 — après ab. par le pyrog. de pot. 38
 $\text{CO}^2 = 3,4$
 $\text{O} = 5,7$

$$\frac{\text{Augmentation CO}^2}{\text{Diminution O}} = \frac{3,2}{3,3}$$

Pelargonium zonale L. var. M^{me} Salleron.

Une nouvelle série de recherches a été entreprise sur les échanges gazeux du *Pelargonium zonale*, var. M^{me} Salleron. Ce pelargonium offre des feuilles les unes vertes, bordées d'un liséré blanc plus ou moins large, les autres complètement blanches.

La comparaison a porté sur des lots de ces deux catégories de feuilles.

A. — Feuilles panachées.

1° Des feuilles panachées dont les tiges coupées au ras de la terre plongent dans une solution Detmer¹, sont enfermées sous une cloche exposée en pleine lumière sur une pelouse du Parc de la Tête-d'Or.

Etat de l'atmosphère : temps couvert.

Pression barométrique 762 millimètres.

Température + 12° C.

Durée de l'expérience : 4 heures.

ANALYSE INITIALE :

Volume de gaz = 44

CO² = 0,9

O = 7,7

ANALYSE FINALE :

Volume de gaz 44

1	(AzO ³) ² Ca	1 gramme
	KCl.	0,25
	Po ⁴ H ² K	0,25
	So ⁴ Mg.	0,25
	Fe ² Cl ⁶	traces
	H ² O dist.	1 litre

Cette solution a, sur l'eau ordinaire, l'avantage d'offrir à la plante en expérience un milieu nutritif plus complet. Dans tous les cas où, pour une raison ou pour une autre, on se trouve obligé d'opérer sur des tiges coupées, les résultats des échanges gazeux observés sur ces tiges plongeant dans la solution Detmer sont absolument comparables à ceux que donnerait, dans les mêmes conditions, la plante entière vivant dans la terre. Cette solution n'a, d'ailleurs, aucune influence sur la composition de l'air ambiant, comme le démontre l'analyse suivante d'une prise faite dans une cloche, sous laquelle une solution Detmer s'était évaporée pendant quatre jours.

Même volume de gaz

(42,9)

Analyse initiale

CO² = 0,8

O = 7,6

Analyse finale

CO² = 0,8

O = 7,7

Volume de gaz après absorption par KOH. 43,6
 — — — par le pyrog. de pot. 34,9
 $\text{CO}^2 = 0,4$
 $\text{O} = 8,7$
 $\frac{\text{Diminution CO}^2}{\text{Augmentation O}} = \frac{0,5}{1}$

2° La cloche est mise à l'obscurité pendant trois heures.

ANALYSE INITIALE :

Volume de gaz = 43,3
 $\text{CO}^2 = 0,4$
 $\text{O} = 8,5$

ANALYSE FINALE :

Volume de gaz 43,3
 — après absorption par KOH. 42,7
 — — — par le pyrog. de pot. 34,4
 $\text{CO}^2 = 0,6$
 $\text{O} = 8,3$
 $\frac{\text{Augmentation CO}^2}{\text{Diminution O}} = \frac{0,2}{0,2}$

B. — Feuilles blanches.

Etat de l'atmosphère : temps clair.

Pression barométrique 763 millimètres.
 Température + 18° C.

1° Les feuilles sont exposées en plein soleil pendant deux heures.

ANALYSE INITIALE :

Volume de gaz = 41,4
 $\text{CO}^2 = 0,2$
 $\text{O} = 8,6$

ANALYSE FINALE :

Volume de gaz 41,4
 — après absorption par KOH 40,1
 — — — par le pyrog. de pot. 32,9

— 78 —

$$\text{CO}^2 = 1,3$$

$$\text{O} = 7,2$$

$$\frac{\text{Augmentation CO}^2}{\text{Diminution O}} = \frac{1,1}{1,4}$$

2° Les feuilles sont plongées dans l'obscurité pendant quatre heures.

ANALYSE INITIALE :

$$\text{Volume de gaz} \dots\dots\dots = 41,4$$

$$\text{CO}^2 = 1,3$$

$$\text{O} = 7,2$$

ANALYSE FINALE.

$$\text{Volume de gaz} \dots\dots\dots 41,4$$

$$\text{— après absorption par KOH.} \dots\dots 39,4$$

$$\text{— — — par le pyrog. de pot.} \quad 33$$

$$\text{CO}^2 = 2$$

$$\text{O} = 6,4$$

$$\frac{\text{Augmentation CO}^2}{\text{Diminution O}} = \frac{0,7}{0,8}$$

Arundo Donax Linn.

La comparaison a porté ici sur les échanges gazeux de l'*Arundo Donax*, espèce type à feuilles complètement vertes, et de la variété panachée *Arundo Donax versicolor* Hort. dont les feuilles présentent des bandes longitudinales alternativement vertes et blanches ou jaunâtres; les parties blanches ou jaunâtres étant complètement dépourvues de chlorophylle.

A. — Espèce type (feuilles vertes).

Etat de l'atmosphère : Ciel couvert.

Pression barométrique 763 millimètres.

Température + 18° C.

Les expériences sont faites avec des tiges coupées plongeant dans la solution Detmer.

1° Exposition en pleine lumière pendant trois heures.

ANALYSE INITIALE.

Volume de gaz = 39,5

$\text{CO}^2 = 0,5$

$\text{O} = 7,2$

ANALYSE FINALE.

Volume de gaz = 39,5

— après absorption par KOH. . . . = 39,2

— après ab. par le pyrog. de pot. . . = 31,6

$\text{CO}^2 = 0,3$

$\text{O} = 7,6$

$\frac{\text{Diminution CO}^2}{\text{Augmentation O}} = \frac{0,2}{0,4}$

2° Après un séjour de cinq heures dans l'obscurité.

ANALYSE INITIALE.

Volume de gaz = 41,6

$\text{CO}^2 = 0,5$

$\text{O} = 7,5$

ANALYSE FINALE.

Volume de gaz = 41,6

— après absorption par KOH. . . . = 40,6

— après ab. par le pyrog. de pot. . . = 33,5

$\text{CO}^2 = 1$

$\text{O} = 7,1$

$\frac{\text{Augmentation CO}^2}{\text{Diminution O}} = \frac{0,5}{0,4}$

B. — Variété panachée.

Les expériences sont faites avec des tiges coupées plongeant dans la solution Detmer.

Etat de l'atmosphère : Beau soleil.

Pression barométrique 752 millimètres.

Température + 15° C.

1° Exposition au soleil pendant deux heures et demie.

ANALYSE INITIALE.

Volume de gaz = 41,3
 $\text{CO}^2 = 0,5$
 $\text{O} = 7,5$

ANALYSE FINALE.

Volume de gaz = 41,3
 — après absorption par KOH . . . = 41,1
 — après ab. par le pyrog. de pot. . . = 33,1
 $\text{CO}^2 = 0,2$
 $\text{O} = 8$

$$\frac{\text{Diminution CO}^2}{\text{Augmentation O}} = \frac{0,3}{0,5}$$

2° Après un séjour de vingt-deux heures dans l'obscurité.

ANALYSE INITIALE.

Volume de gaz 41,6
 $\text{CO}^2 = 0,5$
 $\text{O} = 7,5$

ANALYSE FINALE.

Volume de gaz = 41,6
 — après absorption par KOH. . . . = 39,4
 — après ab. par le pyrog. de pot. . . = 34
 $\text{CO}^2 = 2,2$
 $\text{O} = 5,4$

$$\frac{\text{Augmentation CO}^2}{\text{Diminution O}} = \frac{1,7}{2,1}$$

Caladium bicolor Vent. var. **Maranhas.**

Etat de l'atmosphère : Beau soleil.

Pression barométrique 755 millimètres.

L'expérience est faite dans la serre à multiplication du Parc de la Tête-d'Or, température constante 25 degrés. Les tiges coupées plongent dans la solution Detmer.

1° Exposition au soleil pendant six heures.

ANALYSE INITIALE.

Volume de gaz.	= 54,5
CO ² =	0,4
O =	10,7

ANALYSE FINALE.

Volume de gaz	= 54,5
— après absorption par KOH . . .	= 54,3
— après ab. par le pyrog. de pot. . .	= 43,1
CO ² =	0,2
O =	11,2
$\frac{\text{Diminution CO}^2}{\text{Augmentation O}} = \frac{0,2}{0,5}$	

2° La plante est mise à l'obscurité pendant huit heures.

ANALYSE INITIALE.

Volume de gaz	= 52,7
CO ² =	0,2
O =	10,8

ANALYSE FINALE.

Volume de gaz	= 52,7
— après absorption par KOH. . . .	= 52
— après ab. par le pyrog. de pot. , .	= 41,8
CO ² =	0,7
O =	10,2
$\frac{\text{Augmentation CO}^2}{\text{Diminution O}} = \frac{0,5}{0,6}$	

Le tableau ci-dessous résume quelques-unes des expériences précédentes faites à la lumière. Les pertes et les gains d'anhydride carbonique et d'oxygène y sont rapportés à 100 parties de gaz en volume.

DURÉE	ACER NEGUNDO L.		ARUNDO DONAX L.		PELARGONIUM ZONALE L. PANACHÉ	CALADIUM BICOLOR VENT. PANACHÉ
	VERT	PANACHÉ	VERT	PANACHÉ		
1 heure.	»	0 = + 1,2 CO ² = — 0,4	»	»	»	»
1 h. 1/2.	0 = + 1,7 CO ² = — 0,7	»	»	»	»	»
2 h. 1/2.	»	»	»	0 = + 1,2 CO ² = — 0,7	»	»
3 heures.	»	»	0 = + 1,2 CO ² = — 0,6	»	»	»
4 heures.	0 = + 2 CO ² = — 1,2	0 = + 1,9 CO ² = — 1,3	»	»	0 = + 2,2 CO ² = — 1,1	»
6 heures.	0 = + 2,7 CO ² = — 1,7	»	»	»	»	0 = + 0,9 CO ² = — 0,36

De l'ensemble de ces expériences, il résulte tout d'abord que les feuilles blanches (érable, pelargonium) n'assimilent pas, puisque les échanges gazeux qu'elles donnent à observer se résument en un dégagement de CO^2 et en une absorption d'O, sur lesquels lumière ou obscurité restent sans action. Elles vivent donc en parasites ; il n'est pas possible de les considérer autrement, puisque feuilles blanches et feuilles vertes sont des équivalents morphologiques. Ce sont, suivant l'expression d'Etard, des *autoparasites*, puisque l'hôte et le parasite ne sont qu'une même plante.

Les feuilles blanches n'assimilant pas, il est légitime d'admettre par extension que les parties blanches des feuilles panachées n'assimilent pas davantage.

Or, d'où vient que ces deux organes, morphologiquement identiques, sont physiologiquement différents ? Le manque de chlorophylle aux parties blanches est seul capable d'expliquer la chose.

Ainsi, dans les végétaux supérieurs, là où il n'y a pas de chlorophylle, il n'y a pas d'absorption d'anhydride carbonique, d'assimilation du carbone et la présence du pigment vert reste comme une condition *sine qua non* de la production du phénomène. Mais si la chlorophylle est indispensable, on doit se demander comment peuvent vivre des végétaux où l'on voit cette chlorophylle si parcimonieusement répandue.

Peut-être les quelques expériences qui précèdent permettront d'élucider ce problème.

Examinons d'abord ce qui est du *Caladium bicolor* Vent. var. *Maranhas*.

Il absorbe CO^2 . Cette absorption ne peut être attribuée, nous venons de le voir, qu'à la masse si minime de chlorophylle dont il est pourvu et l'on doit penser que les parenchymes incolores ne collaborent en aucune façon à cette œuvre.

Dans cette plante, on peut dire sans exagération que les

surfaces vertes ne représentent pas le dixième de la surface foliaire totale.

Or, après six heures d'exposition au soleil, nous constatons un dégagement d'oxygène de 0,9 pour 100 et une absorption de CO^2 de 0,36 pour 100. Si l'on réfléchit que dans le même temps tous les parenchymes blancs ont respiré, c'est-à-dire ont opéré un échange gazeux inverse, on est obligé d'admettre que les parties vertes ont assimilé avec une énergie considérable, puisque la résultante des échanges gazeux s'exprime en fin de cause par un gain d'oxygène et une perte d'anhydride carbonique dans le milieu ambiant.

Il ne paraît donc pas y avoir de proportionnalité directe entre la masse de chlorophylle et le travail d'assimilation qu'elle produit.

Ceci ressort plus clairement des résultats fournis par *Arundo Donax* Linn., *versicolor* Hort. et *Acer negundo* L. var. *foliis albo variegatis*. Pour l'un comme pour l'autre, la comparaison est possible entre la variété panachée et l'espèce type verte. Or, en ayant soin comme nous l'avons fait dans ces expériences comparatives d'opérer sur des surfaces foliaires approximativement égales, on voit que sur une surface foliaire verte du sujet vert l'énergie d'assimilation n'est pas plus grande que sur une surface foliaire verte moitié moindre de la variété panachée, la surface foliaire verte de cette dernière n'occupant pas plus de la moitié de la surface foliaire totale.

Après une heure et demie d'exposition au soleil, on a pour l'espèce verte $+ \text{O} = 1,7$ pour cent $- \text{CO}^2 = 0,7$ pour cent et pour la variété panachée après une heure $+ \text{O} = 1,2$ pour cent $- \text{CO}^2 = 0,4$ pour cent. Après une exposition d'égale durée (quatre heures) au soleil, l'espèce verte donne $+ \text{O} = 2$ pour cent $- \text{CO}^2 = 1,2$ pour cent, la variété panachée $+ \text{O} = 1,9$ pour cent $- \text{CO}^2 = 1,3$ pour cent, c'est-à-dire que dans le même temps l'un et l'autre assimilent avec une égale énergie; or, si l'énergie d'assimilation était directement proportionnelle à la masse de la chlorophylle, cette énergie

dans l'espèce verte devrait être plus du double de ce qu'elle est dans la variété panachée, puisque dans cette dernière non seulement la surface foliaire verte n'occupe pas plus de la moitié de la surface foliaire totale (fig. 3), mais qu'encore les parties blanches viennent, comme précédemment dans le *Caladium*,



FIG. 3. — Une branche panachée de l'*Acer negundo* Lin.
var. *foliis albo variegatis*.

ajouter leur variation en sens contraire dans la résultante des échanges gazeux.

La chose est peut-être plus frappante encore pour l'*Arundo* où l'on voit qu'après trois heures d'exposition au soleil l'énergie d'assimilation n'est pas plus forte dans l'espèce verte qu'après deux heures et demie seulement dans la variété panachée (voir le tableau précédent.)

Pour expliquer cette différence dans l'énergie assimilatrice, peut-on invoquer une différence de structure anatomique ?

En pratiquant une coupe dans la feuille d'un *Arundo* espèce type (fig. 4, A) et une autre coupe dans les parties vertes d'une feuille de la variété panachée (fig. 4, B), on ne distingue aucune différence dans la structure de la feuille non plus que, et c'est

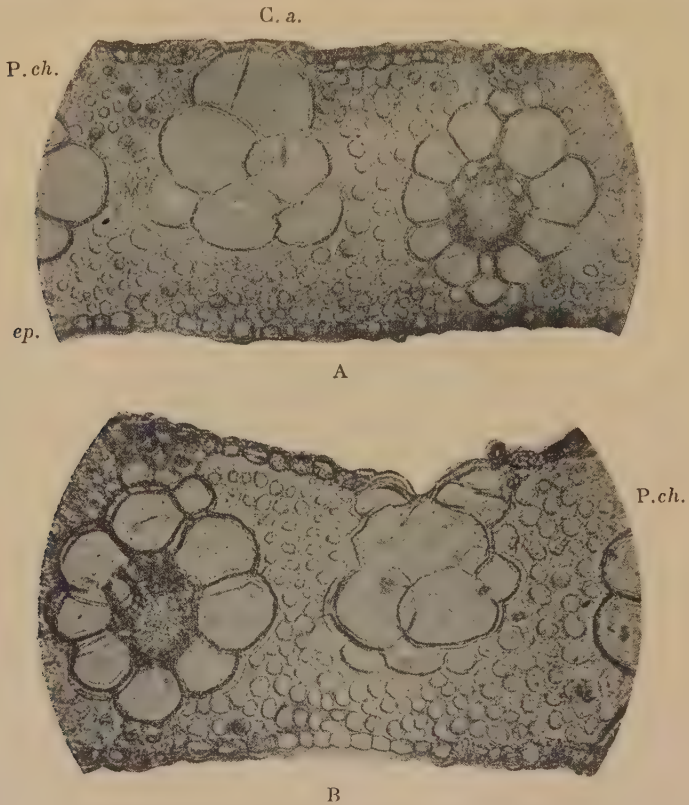


FIG. 4.— A, structure anatomique de la feuille d'*Arundo Donax* L.
— B, structure anatomique d'une partie verte d'une feuille
panachée d'*Arundo Donax* L. *versicolor* Hort. — (Gr. 405.)

ep., épiderme; C. a., cellules aqueuses; P. ch., parenchyme chlorophyllien.

ici surtout ce qui nous intéresse, dans la forme, la constitution, la distribution ou l'importance des parenchymes chlorophylliens, dans les dimensions et le nombre des chloroplastides.

La panachure de l'*Acer negundo* L. a, au contraire, un retentissement sur l'anatomie de la feuille. C'est ce que montre

la fig. 5 où l'on voit en A une coupe pratiquée dans le méso-

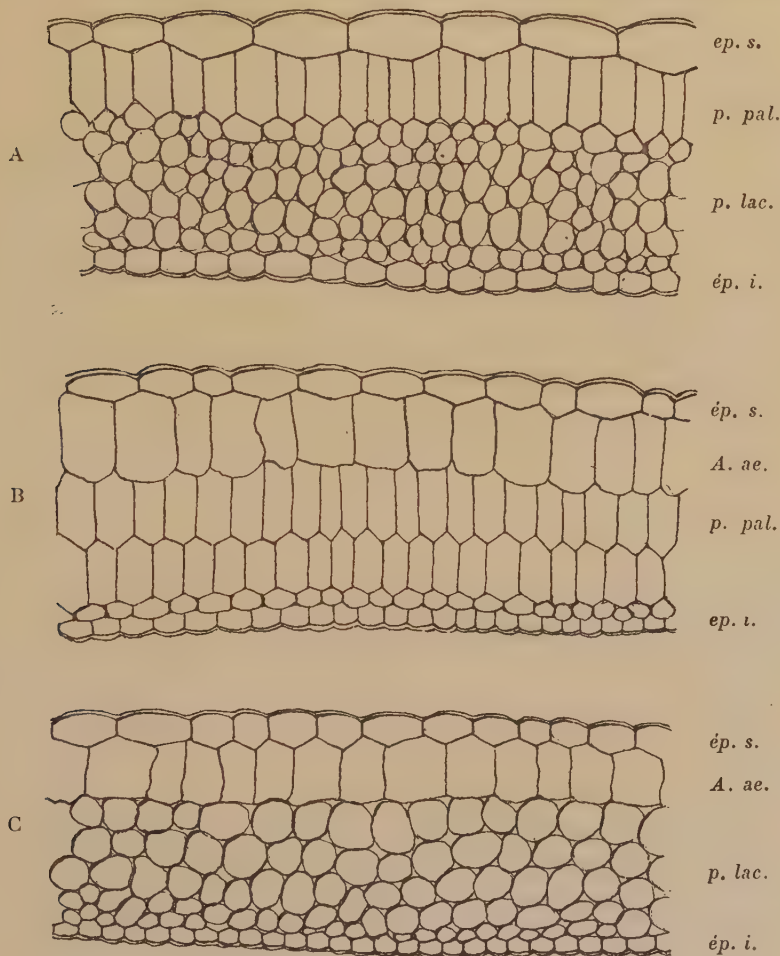


FIG. 5. — A, coupe transversale dans une feuille d'*Acer negundo* L.
— B, coupe transversale dans la partie verte d'une feuille
d'*Acer negundo* L. var. *foliis albo variegatis*. — C, coupe trans-
versale dans une feuille blanche d'*Acer negundo* L. var. *foliis*
albo variegatis. — (Gr. 405.)

ép. s., épiderme supérieur. — ép. i., épiderme inférieur. — p. pal.,
parenchyme palissadique. — p. lac., parenchyme lacuneux. —
A. ae., assise aérifère.

phylle de la feuille d'un sujet vert (espèce type), en B une

coupe pratiquée dans la partie verte d'une feuille panachée et en C une coupe dans une partie blanche. Dans la variété panachée (parties vertes ou parties blanches) une assise aérifère s'intercale sous l'épiderme supérieur et, tandis que le parenchyme sous-jacent est constitué dans les parties blanches exclusivement par des cellules arrondies formant un tissu lacuneux, on voit dans les parties vertes ce même parenchyme constitué essentiellement par deux assises de cellules palissadiques ; enfin, l'espèce type dépourvue d'assise aérifère offre une seule assise de cellules palissadiques au-dessous de laquelle se développe un tissu lacuneux. Ceci revient à dire que la partie verte d'un sujet panaché a une assise palissadique de plus que la partie verte d'un sujet vert.

Il y a donc, à n'en pas douter, dans le sujet panaché une adaptation anatomique en vue d'une meilleure utilisation de la chlorophylle et l'anatomie explique, dans une certaine mesure, la physiologie ; mais il ne semble pas que cette utilisation suffise à justifier l'énorme écart dans l'intensité d'assimilation que doivent manifester ces deux éléments. La masse de chlorophylle n'est sans doute pas très différente ici et là, puisque le parenchyme lacuneux du sujet vert est chlorophyllien, tandis que toute la chlorophylle du sujet panaché est localisée dans ses deux assises de palissades.

Au surplus, le retentissement anatomique n'est pas général, puisque, nous venons de le voir, on n'observe aucune différence dans l'anatomie de la feuille de l'*Arundo Donax* (sujet vert ou parties vertes du sujet panaché).

La structure anatomique n'étant pas susceptible de rendre un compte suffisant du phénomène, peut-on, pour l'expliquer, invoquer quelque circonstance extérieure ?

L'expérience 5 sur l'érable vert a été faite à une température de 18 degrés centigrades ; l'expérience 3 qui lui correspond dans la variété panachée a eu lieu à 19 degrés centigrades. Or, on sait que dans des limites déterminées, l'assimilation croît en fonction de la température. La température s'étant trouvée

dans l'expérience sur la plante panachée de 1 degré plus élevée, ceci pourrait peut-être justifier une assimilation plus active, mais en consultant les courbes de Blackmann¹, on voit que le passage de 18 à 19 degrés fait varier l'assimilation à peu près comme 75 est à 85, c'est-à-dire dans un rapport très inférieur à ce que nous constatons.

Le résultat fourni par l'*Arundo* est encore plus probant ; en effet, la variété panachée assimile en vingt-quatre heures à 15 degrés centigrades, autant que l'espèce verte en trois heures à 18 degrés centigrades, soit une différence de 3 degrés centigrades en faveur de l'espèce verte qui se trouve ainsi placée dans de meilleures conditions au regard de l'assimilation, de telle façon que si la température était seule en cause, l'assimilation de la variété panachée devrait être à celle de l'espèce verte comme 70 est à 80 (courbes de Blackmann), il y a donc là un nouveau facteur qui s'ajoute à la durée moindre de l'expérience, à l'effet de la respiration des parties blanches et à la moindre importance des tissus verts, pour imposer à la variété panachée une moindre assimilation ; or, les assimilations sont égales.

Il est vrai qu'il ne faut pas seulement tenir compte de la température, mais aussi de l'intensité lumineuse. On sait, en effet, que pour une température déterminée, l'optimum d'assimilation varie avec l'intensité lumineuse, et que, par exemple, entre 15 et 25 degrés, l'assimilation restera à peu près constante pour une intensité lumineuse déterminée, tandis qu'elle variera de dix unités pour une intensité lumineuse double de la précédente. Mais toutes nos expériences sont faites à une même intensité lumineuse, qui est l'intensité normale de la lumière solaire, toujours à la même place, à peu près à la même heure du jour et à la même époque de l'année.

L'intensité lumineuse, pas plus que la température, ne peuvent donc expliquer le phénomène. On se voit par consé-

¹ Voir Chodat, *Principes de Botanique*, p. 54 et suivantes.

quent dans l'obligation de reconnaître qu'il n'y a pas une *proportionnalité directe nécessaire entre la masse de chlorophylle et l'énergie d'assimilation*. Une masse déterminée de chlorophylle pouvant, dans des circonstances déterminées, exécuter un travail égal à celui qu'exécute, dans le même temps, toutes conditions égales d'ailleurs, une masse double. En particulier dans les végétaux panachés, il semble que la chlorophylle qui subsiste ait conservé intacte la totalité de l'énergie assimilatrice de l'espèce verte.

CHAPITRE III

PASSAGE DE LA LUMIÈRE A L'OBSCURITÉ.

RÉMANENCE ET LATENCE.

Au cours des expériences précédentes, il nous a été donné d'observer, à différentes reprises, des résultats en apparence surprenants: par exemple, une augmentation de CO^2 dans le milieu sans diminution corrélative d'oxygène ou réciproquement; par exemple encore, une assimilation à l'obscurité, une non assimilation à la lumière. Ceci s'est produit toutes les fois que l'analyse du milieu ambiant a été faite peu de temps après le passage d'une plante de la lumière à l'obscurité ou réciproquement. La question se pose ainsi de savoir comment se fait le passage d'un régime d'assimilation à un régime de respiration¹, mais avant de l'aborder, il importe de bien fixer le langage.

Tout échange gazeux entre la plante et l'air ambiant, duquel résulte une variation dans la proportion des gaz anhydride carbonique et oxygène de cet air, procède de la somme de deux fonctions physiologiques distinctes et opposées: l'assimilation (nutrition) et la respiration (dénutrition).

Le rapport $\frac{\text{O}}{\text{CO}^2}$ du volume d'oxygène au volume d'anhydride carbonique présents dans l'air dans lequel a vécu une plante verte, exprime la somme de ces deux fonctions distinctes.

¹ Il est bien entendu que, par régime d'assimilation, nous comprenons celui où l'assimilation masque la respiration, laquelle n'en existe pas moins pour cela.

Lorsque la plante est maintenue dans un milieu clos, O et CO^2 varient avec le temps. Le rapport $\frac{\text{O}}{\text{CO}^2}$ peut donc être considéré comme une fonction du temps; la variation de cette fonction s'exprimera par une courbe que l'on pourra construire point par point lorsque l'on connaîtra à chaque instant la valeur de O et de CO^2 dans l'air ambiant. Mais plusieurs cas peuvent se présenter; on peut avoir :

		$\frac{\text{O}}{\text{CO}^2}$
		—
O croît	}	 croît.
CO^2 décroît		
O décroît	}	 décroît.
CO^2 croît		
O croît	}	{ constant, croît ou décroît.
CO^2 croît		
O décroît	}	{ constant, décroît ou croît.
CO^2 décroît		
O croît	}	 croît.
CO^2 fixe		
O décroît	}	 décroît.
CO^2 fixe		
O fixe	}	 croît.
CO^2 décroît		
O fixe	}	 décroît.
CO^2 croît		

Ce sont toutes les combinaisons théoriques possibles. Il n'est pas dit qu'elles se présentent toutes dans la réalité; mais ce qu'il importe de fixer, c'est le sens de la variation et sa signification.

D'une manière générale, nous dirons que des valeurs croissantes de la fonction expriment une assimilation ou une tendance vers l'établissement d'un régime d'assimilation, et que des valeurs décroissantes de la fonction expriment une respi-

ration ou une tendance vers l'établissement d'un pareil régime.

Considérons une plante verte placée à la lumière, cette plante assimile normalement; plongeons-la brusquement dans l'obscurité. Què va-t-il se passer?

La plante assimilait; le rapport $\frac{O}{CO_2}$ croissait en fonction du temps, va-t-il brusquement décroître? *A priori*, on doit le penser. Puisque la lumière est la condition extrinsèque *sine qua non* de l'assimilation, puisque l'assimilation est sous l'empire de ce facteur, elle doit disparaître avec lui et, aussitôt l'obscurité faite, on doit constater l'établissement d'un régime respiratoire d'autant plus actif que l'action frénatrice de la lumière (Bonnier et Mangin) ne se fait plus sentir. Inversement, lorsque la lumière est projetée sur une plante verte ayant séjourné quelque temps dans l'obscurité, on doit *a priori* admettre qu'au régime respiratoire établi, un régime d'assimilation commandé par la lumière doit immédiatement succéder.

Nous avons pensé que cette double question méritait d'être passée au crible de l'expérience.

A cet effet, nous avons soumis des plantes à des alternatives brusques de lumière et d'obscurité, et nous avons procédé, à des intervalles de temps rapprochés, à l'analyse de l'air ambiant.

Arundo Donax Lin.

Une première expérience nous a été fournie par *Arundo Donax* Lin. Une tige coupée de cette plante portant des feuilles bien vertes plonge dans une solution Detmer, et est enfermée sous une cloche hermétiquement close à laquelle est adapté un appareil à prise de gaz (fig. 2).

La constitution du milieu ambiant primitif est donnée par l'analyse suivante :

ANALYSE INITIALE.

Volume de gaz	= 42,1
— après absorption par KOH. . . .	= 41,5
— après ab. par le pyrog. de pot. . .	= 33,8
CO ² = 0,6	
O = 7,7	

La prise relative à cette analyse est faite à 10 heures du matin. Aussitôt cette prise faite, la cloche renfermant la plante est recouverte d'un épais voile noir et placée dans un endroit obscur. A 11 heures, on fait une nouvelle prise qui donne les résultats suivants:

Volume de gaz	= 41,6
— après absorption par KOH. . . .	= 41,3
— après ab. par le pyrog. de pot. . .	= 32,7
CO ² = 0,3	
O = 8,6	

Deux heures après, une nouvelle prise donne :

Volume de gaz	= 44,8
— après absorption par KOH. . . .	= 44,75
— après ab. par le pyrog. de pot. . .	= 35,4
CO ² = 0,05	
O = 9,35	

et une prise faite encore deux heures plus tard donne :

Volume de gaz	= 41,6
— après absorption par KOH. . . .	= 40,6
— après ab. par le pyrog. de pot. . .	= 33,5
CO ² = 1	
O = 7,1	

Enfin la plante étant restée toute la nuit et toute la journée du lendemain dans cette situation, l'analyse d'une prise de gaz faite le surlendemain matin à 10 heures a donné :

Volume de gaz	= 39,6
— après absorption par KOH.	= 36,6
— après ab. par le pyrog. de pot.	= 32,5
CO ² = 3	
O = 4,1	

L'expérience prit fin à ce moment. Le tableau ci-dessous fait connaître la valeur, dans chacune de ces analyses, des quantités d'anhydride carbonique et d'oxygène rapportées à 100 parties de gaz, ainsi que les valeurs correspondantes du rapport $\frac{O}{CO^2}$.

On peut suivre la variation des quantités d'oxygène et d'anhydride carbonique dans le milieu ambiant sur le diagramme fig. 6 et la variation de $\frac{O}{CO^2}$ sur la courbe fig. 7.

Quantités de CO² et de O, rapportées à 100 parties, dégagées ou absorbées par Arundo Donax L.

lorsque la plante passe brusquement de la lumière à l'obscurité :

		$\frac{O}{CO^2}$
Initiale	$\left\{ \begin{array}{l} CO^2 = 1,4 \\ O = 18,2 \end{array} \right\}$	lumière 13
N ^o 1. (après 1 heure).	$\left\{ \begin{array}{l} CO^2 = 0,72 \\ O = 20,6 \end{array} \right\}$	28,6
N ^o 2. (après 3 heures).	$\left\{ \begin{array}{l} CO^2 = 0,1 \\ O = 20,7 \end{array} \right\}$	207
N ^o 3. (après 5 heures).	$\left\{ \begin{array}{l} CO^2 = 2,4 \\ O = 17 \end{array} \right\}$	7
N ^o 4. (après 48 heures).	$\left\{ \begin{array}{l} CO^2 = 7,5 \\ O = 10,3 \end{array} \right\}$	1,3

On voit sur ces diagrammes qu'après une heure de séjour dans l'obscurité l'assimilation est encore à peu près normale, la quantité d'oxygène dégagée étant seulement sensiblement plus forte que la quantité d'anhydride carbonique absorbée.

$$\frac{\text{Augmentation O}}{\text{Diminution CO}^2} = \frac{20,6 - 18,2}{1,4 - 0,7} = \frac{2,4}{0,7}$$

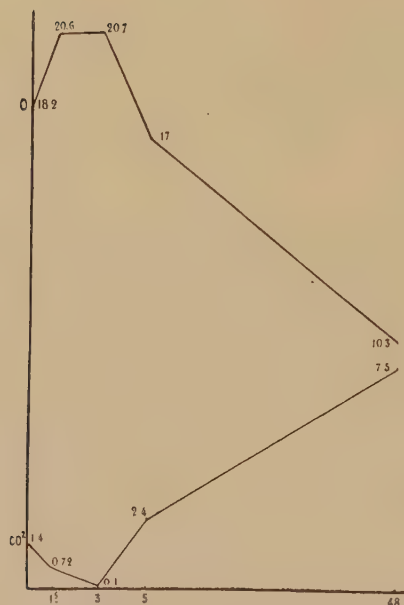


FIG. 6. — Diagramme de la variation de CO_2 et de O lorsqu'une plante (*Arundo Donax*) passe brusquement de la lumière à l'obscurité. L'origine des coordonnées marque l'instant où la plante est plongée dans l'obscurité.

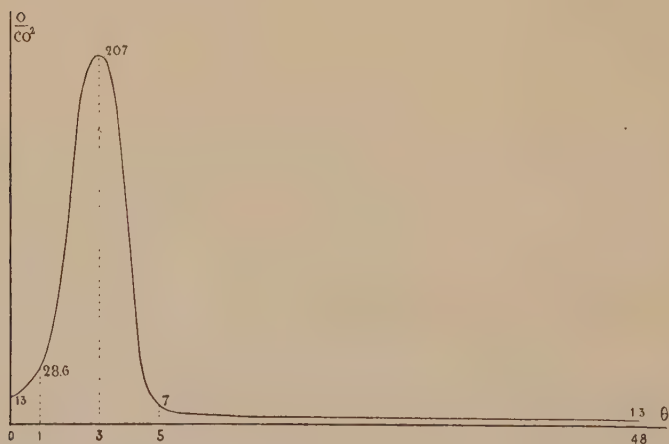


FIG. 7. — Variation du rapport $\frac{\text{O}}{\text{CO}_2}$ en fonction du temps quand *Arundo Donax* passe brusquement de la lumière à l'obscurité. L'origine des coordonnées marque l'instant où la plante est plongée dans l'obscurité.

Si, après un séjour de trois heures dans l'obscurité, on rapporte les valeurs de O et de CO² aux valeurs de l'analyse initiale, on se trouve encore en présence d'une assimilation, dont le régime paraît même plus régulier qu'il ne s'est montré durant la première heure.

$$\frac{\text{Augmentation O}}{\text{Diminution CO}^2} = \frac{20,7 - 18,2}{1,4 - 0,1} = \frac{2,5}{1,3}$$

Mais on se rend compte que pendant ce laps de deux heures la quantité d'oxygène est restée sensiblement constante, en même temps que la quantité d'anhydride carbonique allait en décroissant de 0,7 à 0,1. Le rapport $\frac{\text{O}}{\text{CO}^2}$ (fig. 7) va donc en croissant. A la troisième heure il atteint un maximum élevé à partir duquel il décroît rapidement. Il s'établit alors un régime respiratoire et, pendant cette période, la respiration est particulièrement active; elle conserve cette activité pendant quelque temps (deux heures). Ensuite la respiration se fait régulière et normale, et se poursuit ainsi jusqu'à épuisement de l'oxygène du milieu.

De cette première observation, il résulte donc que la privation de lumière n'agit pas instantanément sur l'assimilation.

Une deuxième expérience va nous permettre de préciser. Cette deuxième expérience a été faite sur *Primula obconica* Hance, et nous avons eu en vue, non seulement de serrer de plus près le phénomène en multipliant les analyses¹, mais encore d'examiner à la fois le passage de la lumière à l'obscurité et le passage de l'obscurité à la lumière.

Voici quels résultats nous a donnés cette nouvelle expérience.

¹ Dans ce genre d'opération, il importe de ne prélever, pour chaque analyse, qu'une très minime quantité de gaz. Si, en effet, on prélevait un volume de gaz appréciable au regard du volume de l'enceinte, il ne tarderait pas à se produire une raréfaction partielle qui obligerait à introduire une correction de pression dans les résultats. Cet inconvénient est écarté si l'on opère, à chaque analyse, sur de très petites quantités de gaz; c'est ici surtout que l'appareil de Bonnier et Mangin est précieux.

Primula obconica Hance.

ANALYSE INITIALE DE L'AIR DE LA CLOCHE :

Volume de gaz	= 38,5
— après absorption par la potasse . .	= 38
— — par le pyr. de potasse	= 32,5
CO ²	= 0,5
O	= 5,5

A 11 h. 1/4 du matin la plante entière est mise en expérience sous la cloche et exposée au soleil ; elle reste dans cet état jusqu'à 3 h. 1/4 du soir. A ce moment, on procède à une nouvelle analyse de l'air de la cloche.

Première analyse :

Volume de gaz	= 38,9
— après absorption par KOH . . .	= 38,6
— — par le pyr. de potasse	= 32
CO ²	= 0,3
O	= 6,6

Aussitôt la prise de gaz relative à cette analyse faite, soit à 3 h. 1/4, la cloche est entourée d'un carton noir préparé à cet effet, recouvert lui-même de deux épais voiles noirs. La plante se trouve ainsi brusquement plongée dans une obscurité complète.

Des prises de gaz sont alors faites successivement à 3 h. 3/4, 4 h. 1/4, 5 h. 1/4, 6 h. 1/4.

Les analyses de ces prises ont donné les résultats suivants:

Deuxième analyse (3 h. 3/4) :

Volume de gaz	= 38,7
— après absorption par KOH . . .	= 38,6
— — par le pyr. de potasse	= 31
CO ²	= 0,1
O	= 7,6

Troisième analyse (4 h. 1/4) :

Volume de gaz	= 38,3
-------------------------	--------

Volume	après absorption par KOH.	= 38,2
—	— par le pyr. de potasse	= 30,7
	CO ²	= 0,1
	O	= 7,5

Quatrième analyse (5 h. 1/4):

Volume de gaz.	= 38,35
— après absorption par KOH	= 38
— par le pyr. de potasse	= 30,4
CO ²	= 0,35
O	= 7,6

Cinquième analyse (6 h. 1/4):

Volume de gaz	= 39
— après absorption par KOH.	= 38,6
— par le pyr. de potasse	= 31,7
CO ²	= 0,4
O	= 6,9

La plante est abandonnée pendant toute la nuit sous la cloche noire. Le lendemain, une prise de gaz est faite à 11 heures du matin.

L'analyse de cette prise de gaz a donné les résultats suivants:

Sixième analyse (11 heures m.):

Volume de gaz	= 38,8
— après absorption par KOH	= 38,3
— par le pyr. de potasse	= 32,6
CO ²	= 0,5
O	= 5,7

A ce moment carton et voiles noirs sont supprimés, et la cloche est exposée en plein soleil. Des prises de gaz sont faites successivement à 11 h. 1/2, midi, 3 h. 1/4 du soir.

Septième analyse (11 h. 1/2 m.):

Volume de gaz	= 38,1
— après absorption par KOH	= 37,6
— par le pyr. de potasse	= 32,5
CO ²	= 0,5
O	= 5,1

Huitième analyse (midi) :

Volume de gaz	= 39,2
— après absorption par KOH.	= 39
— — par le pyr. de potasse	= 32
CO ² = 0,2	
O = 7	

Neuvième analyse (3 h. 1/4) :

Volume de gaz	= 38,7
— après absorption par KOH	= 38,6
— — par le pyr. de potasse	= 31,3
CO ² = 0,1	
O = 7,3	

Quantités de CO² et de O rapportées à 100 parties, dégagées ou absorbées par Primula obconica Hance, lorsque la plante passe brusquement de la lumière à l'obscurité et de l'obscurité à la lumière.

			O CO ² —
Initiale	{ CO ² = 1,2 O = 14,2	lumière	11,8
N ^o 1. (après 4 heures).	{ CO ² = 0,77 O = 16,9		21,9
N ^o 2. (après 4 h. 1/2.	{ CO ² = 0,25 O = 19,6		78,4
N ^o 3. (après 5 heures).	{ CO ² = 0,26 O = 19,6	obscurité	75,4
N ^o 4. (après 6 heures).	{ CO ² = 0,91 O = 19,7		21,6
N ^o 5. (après 7 heures).	{ CO ² = 1,02 O = 17,6		17,2
N ^o 6. (après 23 h. 3/4).	{ CO ² = 1,28 O = 14,7		11,5
N ^o 7. (après 24 h. 1/4).	{ CO ² = 1,31 O = 13,3	lumière	10,1
N ^o 8. (après 24 h. 3/4.	{ CO ² = 0,5 O = 17,6		32,2
N ^o 9. (après 48 heures).	{ CO ² = 0,25 O = 18,8		75,2

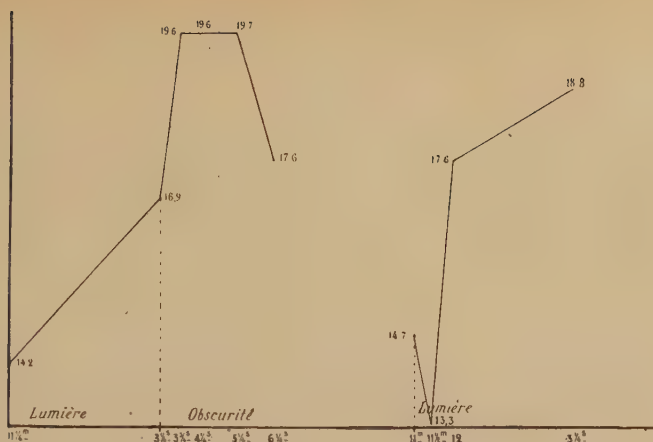


FIG. 8. — Diagramme de la variation de O lorsqu'une plante (*Primula obconica*) passe brusquement de la lumière à l'obscurité et de l'obscurité à la lumière.

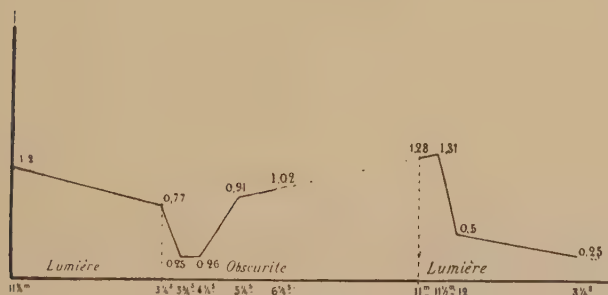


FIG. 9. — Diagramme de la variation de CO₂ lorsqu'une plante (*Primula obconica*) passe brusquement de la lumière à l'obscurité et de l'obscurité à la lumière.

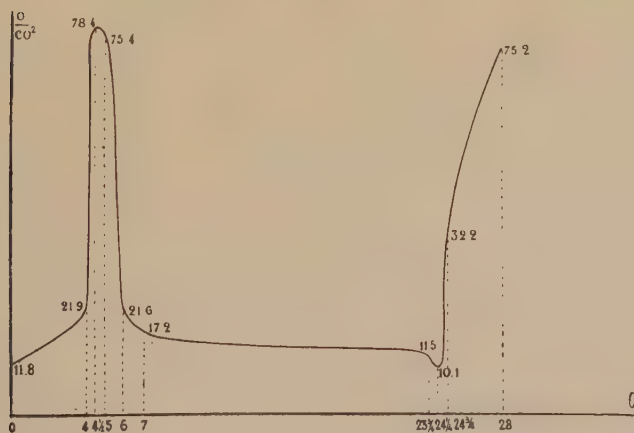


FIG. 10. — Courbe de variation de $\frac{O}{CO_2}$ quand *Primula obconica* passe brusquement de la lumière à l'obscurité et de l'obscurité à la lumière.

Ainsi, comme précédemment avec l'*Arundo Donax*, nous constatons que la suppression de la lumière n'a pas pour effet de supprimer instantanément la fonction chlorophyllienne; seulement ici il s'est écoulé quatre heures entre l'analyse initiale et l'analyse qui a précédé immédiatement la mise à l'obscurité, si bien qu'il est possible de se rendre compte, non seulement du sens des échanges gazeux, mais encore de leur intensité. Or, on peut voir sur les diagrammes de variation de O et de CO² (fig. 8 et 9), et sur la courbe de variation du rapport $\frac{O}{CO^2}$ (fig. 10), que, pendant la première demi-heure de séjour de la plante à l'obscurité, son intensité d'assimilation est très supérieure à ce qu'elle était, l'instant d'avant, à la lumière. Après la première demi-heure, la courbe de l'oxygène et celle de l'anhydride carbonique passent sensiblement par un plateau; la courbe $\frac{O}{CO^2}$ passe par un maximum, puis l'anhydride carbonique augmente dans le milieu sans diminution corrélative de l'oxygène; un régime de respiration s'établit qui s'accuse par une brusque décroissance de la courbe $\frac{O}{CO^2}$. Jusqu'à la troisième, heure la respiration conserve une intensité anormale, puis elle se fait régulière et se poursuit normalement. Elle se poursuivrait jusqu'à épuisement de l'oxygène du milieu.

On voit entre ces deux expériences quelques différences. Le passage du régime d'assimilation normale au régime de respiration normale ne s'est pas fait dans les deux cas de façon absolument identique. Sans doute quelques facteurs interviennent qui sont susceptibles de modifier dans ses détails le phénomène. Il y a lieu de penser notamment qu'il existe ici un *thermotonus* de la même manière que dans l'assimilation normale; que les différences spécifiques ne sont pas négligeables, et surtout que les conditions qui ont précédé immédiatement l'expérience ont un retentissement qui n'est pas indifférent. La connaissance de tous ces facteurs permettrait sans doute

d'expliquer pourquoi l'établissement du régime respiratoire comporte chez *Arundo Donax* une absorption d'oxygène en excès et, au contraire, chez *Primula obconica*, le dégagement d'un excès d'anhydride carbonique.

Mais, de ces observations, un fait se dégage qui doit s'énoncer ainsi : *l'assimilation chlorophyllienne se poursuit dans l'obscurité pendant quelque temps après que la lumière a cessé d'agir*. Le premier effet de la mise à l'obscurité est de produire sur la plante une excitation qui se traduit par un accroissement dans l'intensité d'assimilation, bientôt suivi d'un échange respiratoire actif, de telle façon qu'après quelques heures, les proportions d'anhydride carbonique et d'oxygène dans le milieu sont redevenues sensiblement ce qu'elles étaient au moment de la mise à l'obscurité.

Le point le plus intéressant de cette étude est dans la mise en évidence de cette action *rémanente* de la lumière.

Les végétaux ont fourni déjà plusieurs exemples de phénomènes du même genre : on sait, par exemple, qu'une plante étiolée verdira à l'obscurité si on l'a exposée pendant quelque temps à la lumière ; on sait encore qu'une flexion héliotropique s'effectuera à l'obscurité sur une plante qui aura été exposée à une lumière unilatérale pendant un temps insuffisant pour que cette flexion se produise à la lumière.

Il semble donc que l'on se trouve là en présence d'une loi générale et que tous les phénomènes biologiques conditionnés par la lumière sont susceptibles de se poursuivre par *rémanence* ou *induction* (les deux termes sont équivalents), lorsque celle-ci a cessé d'agir.

Examinons maintenant le passage de l'obscurité à la lumière. C'est entre les analyses 6 et 7 que *Primula obconica* se trouve brusquement frappée par la radiation lumineuse.

Or, la septième analyse montre, qu'après une demi-heure, la plante n'a pas cessé d'absorber de l'oxygène et d'expirer de l'anhydride carbonique, sans que cette respiration soit masquée par un échange inverse. Il semble même que l'intensité

respiratoire ait augmenté du fait de l'éclairement, mais cette variation dans l'intensité peut, sans doute, être attribuée à une variation de température ; quoi qu'il en soit, un fait est certain, c'est que la lumière ne produit pas un déclenchement instantané de la fonction chlorophyllienne. Celle-ci n'apparaît qu'après une demi-heure.

L'assimilation se fait alors pendant quelque temps avec une intensité particulièrement grande, la courbe $\frac{O}{CO_2}$ se relève brusquement, puis elle se poursuit régulièrement. La variation de O se trouve alors représentée par une droite sensiblement parallèle à celle qui exprimait cette même variation avant la mise à l'obscurité de la plante, et il en est de même de la variation de CO_2 .

La radiation lumineuse, en frappant la plante, ne déclanche donc pas instantanément la fonction chlorophyllienne. Il s'écoule un certain temps entre l'instant où la lumière paraît, commence d'agir par conséquent, et l'instant où cette action est rendue efficace et tangible par son retentissement sur la composition gazeuse du milieu. Il y a un *temps de latence*, et ceci encore se retrouve dans les phénomènes qui se manifestent sous la dépendance de l'action lumineuse et que nous rappelions tout à l'heure (formation de la chlorophylle, flexions héliotropiques).

Rémanence et *latence*, telles paraissent être les deux caractéristiques des actions lumineuses sur les végétaux.

La fonction chlorophyllienne n'y échappe pas ; c'est ce que montre cette courte étude, trop courte sans doute pour permettre une conclusion absolue, suffisante cependant, en raison de l'éloignement des végétaux considérés — *Arundo Donax*, *Primula obconica* — pour se faire une idée de l'importance du facteur *temps* dans l'apparition et la disparition des phénomènes photochlorophylliens en fonction de la radiation lumineuse, et pour répondre à la question que nous posions au début de ce chapitre.

CHAPITRE IV

PRÉSENCE DU MÉTHANAL.

« Le méthanal s'obtient dans la plupart des oxydations de l'alcool méthylique; mais, ainsi formé, il se combine le plus souvent avec l'alcool méthylique qui se trouve en excès pour donner le méthylal.

« La distillation du formiate de calcium en donne également une certaine quantité. C'était, jusqu'à ces derniers temps, un corps rare. M. Trillat a réussi à l'obtenir en grande quantité, en faisant passer un mélange de vapeur de méthanol et d'air sur du coke chauffé au rouge sombre.

« C'est un liquide bouillant à -21 degrés, d'une odeur pénétrante, irritant les yeux et les muqueuses. Il est instable à l'état pur et se transforme en trioxyméthylène...

« Le méthanal possède, à poids égal, un pouvoir antiseptique supérieur à celui du sublimé : une solution au cinquante millième, stérilise un bouillon ensemencé avec le *Bacillus anthracis*...

« Il insolubilise la gélatine et la gomme. »

Telle est l'histoire chimique résumée de ce corps, racontée par Béhal¹.

Il reste entendu que c'est là son histoire particulière, et qu'en dehors des caractères qui lui sont propres, il jouit de toutes les propriétés qu'il tire de sa fonction et qui sont celles des aldéhydes.

¹ Béhal, *Traité de Chimie organique d'après les théories modernes*, Paris, 1901.

Parmi ces propriétés, quelques-unes méritent à des titres divers d'être mises en lumière. Telle est la propriété de donner avec les bisulfites alcalins des combinaisons stables; telle est aussi la propriété de passer facilement par hydrogénation ou par oxydation à l'alcool ou à l'acide correspondants; telle est encore la propriété de s'unir au méthanenitrile pour donner un nitrile glycolique (éthanolnitrile)



réalisant ainsi la synthèse d'un corps quaternaire; telle est enfin la propriété qu'il a de se condenser, soit avec déshydratation (crotonisation), soit simplement avec union par l'oxygène (polymérisation), donnant ainsi le trioxyméthylène, soit avec union par le carbone (aldolisation), laquelle conduit à l'hexose



qui n'est autre chose que le racémique du lévulose.

Ceci est pour nous d'un intérêt capital. C'est la synthèse des sucres à partir du méthanal. Il faut bien dire des sucres sans préciser, car *in vitro* le sucre étant isolé à l'état d'osazone, on ne sait s'il s'agit du glucose, du lévulose ou du mannose qui, tous trois, ont même osazone.

La connaissance de cette synthèse remonte déjà à quelques années.

Löb¹ a récemment complété d'une manière heureuse le cycle des réactions synthétiques qui nous occupent. Ceci étant moins connu mérite d'être exposé en détail.

On savait ce qu'était synthétiquement capable de former le méthanal, mais on ne savait pas faire sa synthèse à partir des éléments qui sont les nôtres, je veux dire à partir de l'eau, de l'anhydride carbonique et de l'énergie. C'est ce qu'a fait Löb en 1906, en faisant agir la décharge électrique silencieuse sur CO² humide.

¹ Löb, *Zeitschr. f. Elektrochemie*, Bd XII, 1906, p. 282.

Il exprime comme suit la marche des réactions, qui n'est pas simple.

- (1) $2 \text{ CO}^2 = 2 \text{ CO} + \text{O}^2$
- (2) $\text{CO} + \text{H}^2\text{O} = \text{H} - \text{COOH}$
- (3) $\text{CO} + \text{H}^2\text{O} = \text{CO}^2 + \text{H}^2$
- (4) $3 \text{ O}^2 = 2 \text{ O}^3$
- (5) $2 \text{ H}^2 + 2 \text{ O}^3 = 2 \text{ H}^2\text{O}^2 + \text{O}^2$
- (6) $\text{H}^2 + \text{CO} = \text{H} - \text{COH}$

L'apparition du méthanal ($\text{H} - \text{COH}$) est donc liée à cette condition que l'oxygène soit éloigné (dégagé); s'il ne l'est pas, en effet, il se porte sur l'H (réaction 5) et celui-ci est empêché d'agir sur CO.

L'action de la décharge silencieuse se poursuivant, c'est la glycolaldéhyde qui apparaît.



et finalement le sucre en C^6 qui peut résulter, soit de la condensation du méthanal, soit de celle de la glycolaldéhyde qui se transforme facilement en sucre par simple évaporation.

- (8) $6(\text{H} - \text{COH}) = \text{C}^6\text{H}^{12}\text{O}^6$
- (9) $3 \text{ CH}^2\text{OH} - \text{COH} = \text{C}^6\text{H}^{12}\text{O}^6$

Avant Löb, Lieben¹ et Bach² avaient abordé le problème et avaient été conduits à des résultats différents par des moyens différents. Le premier obtenait l'acide formique, mais jamais l'aldéhyde en faisant réagir certains agents réducteurs comme les amalgames métalliques sur des bicarbonates, et il constatait que la lumière n'agissait en aucune façon dans cette réduction; tandis que Bach a constaté que, la lumière agissant comme condition nécessaire sur une eau tenant en dissolution de l'anhydride carbonique et de l'acétate d'urane, on voyait apparaître de l'ozone et de l'aldéhyde formique.

Tels sont les faits de synthèse qui gravitent autour du mé-

¹ Lieben, *Mon. f. chem.*, t. XVI, p. 210.

² Bach, *C. R.*, cxvi, 1893.

thanal et qui doivent nécessairement retenir l'attention du biologiste.

Pour qu'il soit permis de supposer que l'élaboration d'un corps dans la cellule végétale procède à la manière d'une synthèse *in vitro*, il faut retrouver dans la cellule les corps intermédiaires qui sont ceux de la synthèse, étant bien entendu que les moyens d'exécution peuvent différer.

Le corps en cause — produit intermédiaire — est ici le méthanal ; mais il faut le remarquer tout de suite : quand sa présence dans la cellule végétale aurait été mise en évidence de façon éclatante, il resterait encore à faire un travail expérimental considérable pour montrer, par des variations concomitantes, qu'il a bien les origines et les fins que lui assigne la théorie.

Ceci dit, voyons de quels moyens on dispose pour déceler la présence de ce corps.

De même que, dans les propriétés de ce corps, nous avons distingué celles qu'il tenait de famille, et celles qui lui étaient propres, de même nous lui connaissons des réactifs fonctionnels et des réactifs spécifiques.

Réactifs. — Au nombre des réactions fonctionnelles, il faut citer la réduction de la liqueur de Fehling, la précipitation de l'argent métallique d'une solution d'azotate d'argent ammoniacal, l'obtention d'une coloration verte fluorescente par action du chlorhydrate de métaphénylènediamine, la recoloration d'une solution de fuchsine décolorée par l'acide sulfureux (bisulfite de rosaniline) avec, pour cette dernière, cette supériorité sur tous les autres, à savoir : que le glucose — corps à fonction aldéhydique — ne donne pas cette réaction, ce qui pour nous a un certain intérêt.

La caractérisation spécifique a suscité beaucoup de recherches inspirées par des besoins différents, parmi lesquels, dans ces dernières années, le besoin de reconnaître la présence frauduleuse de ce corps dans les substances alimentaires paraît avoir dominé tous les autres.

Tous les réactifs proposés ne sont pas également satisfaisants pour le but qui est le nôtre; quelques-uns même ne paraissent pas devoir rendre les services qu'on attendait d'eux. Au nombre de ces derniers est le réactif de Feder¹ préconisé pour la recherche de la formaléhyde dans le lait, et qui donne son trouble et son précipité de mercure métallique non seulement avec d'autres aldéhydes, mais encore, comme nous l'avons constaté, avec le lactose, ce qui est plus grave.

Trillat a proposé la coloration bleue intense que donne ce corps traité par la diméthylaniline en présence d'acide acétique et de bioxyde de plomb finement pulvérisé; ou encore la formation après plusieurs heures d'un nuage blanc, quand on traite ce corps par une solution aqueuse étendue d'aniline.

Henner a reconnu que la solution bleue obtenue en dissolvant la codéine dans de l'acide sulfurique contenant un peu de fer, passait au violet sous l'action de l'aldéhyde méthylrique et que cette coloration était propre à cette aldéhyde, les autres aldéhydes donnant dans les mêmes circonstances d'autres colorations.

Rimini a indiqué la coloration bleue donnée par la phénylhydrazine en présence de soude caustique et de nitro-prussiate de soude, mais cette réaction est capricieuse et partant peu démonstrative.

Il n'en est pas de même de celle de Vitali qui nous paraît avoir une importance de premier ordre puisqu'elle conduit à l'obtention de cristaux microscopiques déterminés et caractéristiques, lesquels sont isolés du précipité obtenu en traitant le méthanal par un sel de phénylhydrazine (par exemple, le chlorhydrate).

¹ Feder, *Revista de farmacia*, mars 1907. Le mélange à volumes égaux des deux solutions suivantes donne, avec les aldéhydes et spécialement avec la formaldéhyde, un trouble ou un précipité de mercure métallique, suivant les proportions de ces substances.

A { Chlorure mercurique . . . 20 gr.	{ Sulfite de soude . . . 100 gr.
{ Eau distillée, q. s. pour 1 litre	{ Soude caustique . . . 80 gr.
	{ Eau distillée q. s. pour un 1 litre

Récemment, Averkijev a préconisé le méthanal pour la précipitation de l'or cristallin, et il a figuré¹ les cristaux obtenus dans ces conditions : inversement, cette précipitation pourrait peut-être être utilisée pour la recherche de la formaldéhyde.

Dans ces derniers temps également, M. Nastukoff² a découvert une nouvelle réaction du méthanal. En traitant un volume de formol (solution à 40 pour 100) par 2 volumes d'acide sulfurique concentré additionnés de 2 volumes de benzine, il se produit, avec dégagement de chaleur, un corps solide jaune et amorphe insoluble dans tous les dissolvants et à peu près inattaquable par les oxydants. L'auteur a nommé ce corps *phényl-formol* et lui a assigné la composition suivante :

C = 87,29 pour 100.

H = 6,78 —

S = 0,70 —

O = 5,23 —

Ceci aussi peut être susceptible d'applications intéressantes.

Enfin, en 1906, Grafe a caractérisé le méthanal par le précipité vert foncé qu'il donne sous l'action d'une solution à 1 pour 100 de diphenylamine sulfurique et a noté que d'autres aldéhydes soumises au même traitement donnaient d'autres couleurs, d'ailleurs peu stables.

Vers la même époque nous poursuivions des recherches sur ce sujet, et nous³ avons proposé le méthylparamidométacrésol qui donne avec le méthanal une coloration rouge probablement identique à celle qui a été obtenue par Thévenon en employant le sulfate du même corps (sulfate de méthylparamidophénol).

Le méthylparamidométacrésol, en même temps qu'il permet de déceler des traces d'aldéhyde formique, paraît aussi,

¹ Averkijev, Über die Fällung krystallinischen Goldes durch Formaldehyd (*Zeits. f. anorg. Chemie.*, Bd 35, 1903, p. 330, 333, 334).

² Nastukoff, *Journ. rouskavo physico-chimitcheskavo Obchtchestva* Saint-Pétersb., 35, 1903.

³ *C. R.*, 21 janvier 1907.

comme nous l'avons montré, être un réactif caractéristique de cette aldéhyde. Nous avons en effet expérimenté l'action de ce corps sur d'autres composés aldéhydiques ou à groupements fonctionnels : alcool, aldéhyde, cétone, acide, etc., susceptibles ou non d'être rencontrés dans les plantes.

Les résultats ont été :

	COLORATION
Avec le méthanal	rouge.
Avec l'éthanal	verte.
Avec le méthyl-2-butanal 3.	jaune rougeâtre.
Avec le buténal 2	jaune clair.
Avec l'aldéhyde salicylique.	jaune.
Avec l'aldéhyde cinnamique	orange.
Avec l'aldéhyde benzoïque	nulle.
Avec le propanone.	nulle (à la longue teinte madère).
Avec le méthanol	nulle.
Avec l'éthanol	nulle.
Avec le méthanoïque.	nulle.
Avec l'éthanoïque.	nulle.
Avec l'acide oxalique.	nulle.
Avec le furfurol	brun rouge.
Avec le glucose	nulle.
Avec le lactose	nulle.
Avec le lévulose	nulle.

Cependant, les solutions aqueuses de ces trois derniers corps, soit à la longue, soit par l'action de la chaleur, prennent une coloration brune ; mais cette coloration est identique à celle que prend, dans les mêmes conditions, une solution aqueuse de méthylparamidométacrésol.

Il faut remarquer, enfin, que, tandis que la plupart de ces colorations s'altèrent rapidement, la coloration obtenue avec le méthanal est assez stable.

Ce réactif paraît donc susceptible de rendre des services. En particulier dans l'application qu'on en peut faire à la biologie végétale : il semble devoir se distinguer par une qualité ; celle

de n'être pas corrosif pour les tissus et de ne pas les détruire comme le font tous les réactifs renfermant de l'acide sulfurique concentré ; mais il ne faut pas se dissimuler qu'il a aussi ses défauts, et qu'en particulier sa facile altérabilité à l'air en présence des corps organiques, et la nécessité où l'on est, pour avoir une bonne coloration, d'employer une solution sursaturée de réactifs ne permettent pas d'espérer qu'il soit possible de le faire pénétrer lentement par osmose dans le corps de la plante.

APPLICATION AUX VÉGÉTAUX

Reinke est le premier en date qui ait tenté de soumettre au contrôle de l'expérience l'idée de Baeyer. Dans cette recherche, il se classe parmi ceux qui ont adopté la méthode *directe*, c'est-à-dire qu'il cherche à reconnaître la présence (ou l'absence) de l'aldéhyde formique dans la plante. Par la suite, une autre méthode s'est fait jour qui doit être qualifiée d'*indirecte*, parce qu'elle se propose de démontrer le bien fondé de l'hypothèse de Baeyer en prenant pour base la possibilité de nourrir une plante au moyen du méthanal ou de corps très voisins.

Le raisonnement est ici le suivant : une plante étant placée dans des conditions telles que l'assimilation normale du carbone de l'atmosphère soit rendue impossible, si nous lui offrons du méthanal, sous une forme convenable et que nous constatons ensuite l'apparition de ces produits que nous savons être ceux de l'assimilation normale : glucose, amidon, nous en devons conclure que ces corps se sont formés dans la plante à la faveur du méthanal, et il est, dès lors, légitime d'admettre que ce qui se passe ici artificiellement peut aussi se passer naturellement dans le mécanisme normal. Mais on voit tout de suite quelle est, dans cette méthode, le défaut de la cuirasse.

De ce qu'une plante peut faire des hydrates de carbone à partir du méthanal, il ne s'ensuit pas obligatoirement qu'elle procède à partir de ce corps dans sa vie normale. Il n'est pas

impossible qu'un résultat identique soit obtenu avec d'autres corps ; ceci est même si peu impossible que Em. Laurent¹ a vu se former de l'amidon dans les parenchymes de la tige d'une pomme de terre étiolée mise à végéter sur une solution à 5 pour 100 de glycérine. Or, si nous ouvrons un traité de chimie, nous voyons que les chimistes peuvent faire et qu'ils ont fait effectivement la synthèse des sucres à partir de la glycérine. Le même traité nous apprend que cette même synthèse est possible à partir du bromure d'acroléine. On n'a point, que je sache, fait l'essai de ce corps sur les plantes ; mais s'il était tenté, rien ne dit qu'il ne conduirait pas au même résultat que la glycérine ou le méthanal.

La méthode *indirecte* laisse donc subsister une grande incision.

La méthode *directe* a quelque chose de plus précis, mais, seule, elle ne suffit pas non plus à emporter la conviction, elle fournit seulement un commencement de preuve, car le méthanal peut exister dans la plante et avoir une toute autre destination.

Il faut le répéter, si la méthode *directe* nous conduit à reconnaître la présence de ce corps, ce n'est qu'en suivant attentivement sa variation en fonction des facteurs qui régissent l'assimilation, que l'on pourra se faire une idée exacte de son rôle. Ceci dit, voyons quels résultats ont été obtenus par l'une et l'autre méthode et revenons à Reinke.

Reinke qui opérait en 1881 examina les produits de la distillation des végétaux verts, et il constata que, parmi les produits de cette distillation, ceux qui passent les premiers ont la faculté de réduire la liqueur de Fehling et le nitrate d'argent ammoniacal. On reconnaît là les réactifs généraux, fonctionnels, des aldéhydes ; et la seule conclusion que l'on puisse tirer de ce travail, c'est qu'il existe dans les plantes des aldéhydes volatils.

¹ Emile Laurent, Stärkebildung aus Glycerin (*Bot. Zeit.*, 44, 1886).

Après lui, Mori, puis Lœw et Bokorny, toujours avec le même réactif (nitrate d'argent) tentèrent l'étude microchimique et constatèrent, à leur tour, la réduction avec formation d'un précipité noir d'argent métallique dans les cellules végétales ; seulement le réactif manque de spécificité et tous les protoplasmes vivants donnent la réaction.

Dans ces dernières années, de grands progrès ont été réalisés. Ils sont dus au professeur Pollacci, de l'Université de Pavie, qui, depuis 1899, a consigné dans une série de mémoires parus dans les *Atti del R. Istituto botanico dell'Università di Pavia* les résultats de ses intéressants travaux.

L'originalité du savant italien a été d'appliquer à l'examen des produits de la distillation quelques-uns des réactifs spécifiques dont nous avons parlé précédemment, et aussi d'aborder avec méthode des recherches sur les plantes vivantes.

Les produits de la distillation d'un grand nombre de végétaux verts traités successivement par les réactifs de Von-gerichten, de Trillat, de Henner, de Rimini, de Vitali ont donné des résultats positifs. Avec ce dernier en particulier, l'auteur a obtenu des cristaux qu'il a figuré¹, cristaux identiques à ceux que l'on obtient directement par action du réactif sur le méthanal, qui paraissent caractéristiques et qui ne sauraient en tout cas être confondus avec des cristaux de glucoseozasone.

Dans ses recherches sur les plantes vivantes M. POLLACCI a employé le réactif de Schiff (bisulfite de rosaniline). Il a remarqué à ce propos que l'éthanal donnait avec ce réactif une coloration rose, tandis que, toutes conditions égales, cette coloration était rose violacé avec le méthanal, ce qui permet de penser que, bien qu'il s'agisse là d'un réactif général, il pourrait exister des différences de nuances susceptibles de conduire à des déterminations.

¹ Pollacci, Intorno all' assimilazione clorofilliana delle piante (*Atti. d. R. I. Bot. Pavia*, 1899, Mém. I, p. 18, tirage à part).

L'étude que nous avons faite de ce réactif nous permet de compléter comme suit cette remarque.

	COLORATION
Méthanal.	rose violacé.
Ethanal	rose.
Méthanol.	rose.
Ethanol	à la longue rose clair.
Hydrate de chloral	nulle.
Méthanoïque	rose violacé.
Ethanoïque	rose violacé.
Propanone	précipité blanc floconneux et color. mauve
Furfurol	rouge.
Aldéhyde crotonique	rouge violacé.
— isovalérique	rouge violacé.
— salicylique	rouge lie de vin.
— benzoïque	fleur de pêcher.
— cinnamique.	rouge brique.
Glucose	nulle.
Lévulose	nulle.

A la longue, les solutions de ces deux derniers corps se colorent en rose, par suite sans doute de l'évaporation de l'anhydride sulfureux.

Néanmoins, même si chaque composé donnait une nuance différente, l'appréciation de ces nuances resterait très délicate ; ce qui est plus important c'est que ce réactif a pris dans les mains de M. POLLACCI une certaine spécificité par suite de l'étude qu'il a faite de son action sur les plantes placées dans des circonstances différentes. En deux mots, il a constaté que :

1° La réaction était positive avec les plantes vertes mises à la lumière ;

2° Négative avec les champignons ;

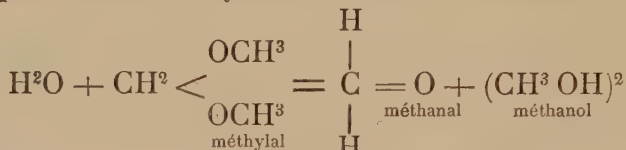
3° Négative avec les plantes vertes maintenues à l'obscurité ;

4° Négative avec les plantes vertes privées d'acide carbonique.

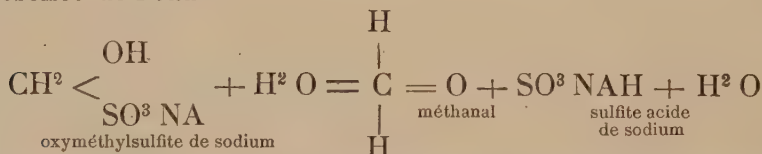
Si bien que l'on peut considérer l'apparition de la coloration donnée par le bisulfite de rosaniline comme intimement liée aux phénomènes photochlorophylliens.

Parallèlement la méthode *indirecte* a fait connaître, par la bouche de BOKORNY, puis par celle de BOUILLAC, des résultats concordants entre eux et concordants avec ceux fournis par la méthode directe.

BOKORNY a fait des cultures sur méthylal et sur oxyméthylsulfite de sodium. Le premier de ces corps mélangé d'eau par parties égales et additionné d'une à deux gouttes d'acide sulfurique concentré s'hydrate et libère le méthanal.



Le deuxième est un sel cristallisé qui se décompose ainsi en présence de l'eau



Dans un cas comme dans l'autre, de l'amidon est apparu dans la plante (algue) mise à végéter sur ces solutions en l'absence de lumière, et BOKORNY en conclut : « Die Chlorophyllapparate können also, wenn ihnen Formaldehyd in geeigneter Form als Methylal oder formaldehydschwefligsaures Natron dargeboten wird, aus diesem Stärke bilden »¹

BOUILLAC a offert l'aldéhyde méthylique ajoutée telle quelle à une solution nutritive au Nostoc et à l'Anabaena, et il a constaté

¹ Bokorny, Wird bei der Kohlensäureassimilation Formaldehyd als Zwischenglied zwischen Stärke und Kohlensäure gebildet (*Naturwissenschaftliche Wochenschrift*, n° 25, 1902, p. 292).

que ces végétaux étaient capables de polymériser le méthanal ainsi offert et de s'en nourrir, à la condition toutefois qu'on leur offre en même temps une certaine quantité de lumière, inférieure, à la vérité, à la quantité nécessaire pour que ces plantes aient la propriété de décomposer CO^2 .

Dans nos recherches personnelles, c'est la méthode directe que nous avons employée, et nous avons eu plus spécialement en vue la recherche par cette méthode du méthanal dans la plante vivante; c'est dans ce but que nous avons fait l'étude du réactif précédemment indiqué, et c'est ce réactif que nous avons appliqué. Nous avons pensé aussi que l'état gazeux du méthanal et la facilité avec laquelle il se polymérise sont les raisons qui rendent sa caractérisation difficile dans la plante même, et nous avons songé à le fixer dans une combinaison stable au moyen du bisulfite de sodium. Voici comment nous avons opéré et quel résultat nous avons obtenu.

On prépare une solution concentrée de bisulfite de sodium à laquelle on ajoute un excès de méthylparamidométacrésol. Un long tube vertical est rempli de cette solution. Ce tube est réuni à sa partie inférieure avec un autre tube court et effilé, lequel est introduit obliquement dans le parenchyme de la feuille d'un *Agave mexicana*. Le tout est abandonné à la lumière pendant plusieurs heures. Lorsque, par suite, tant de la pression exercée par la colonne liquide, que de l'aspiration produite du fait de la transpiration de la feuille, une certaine quantité du liquide a pénétré dans celle-ci, on sectionne la partie imprégnée et on la plonge dans l'alcool absolu, puis on examine une coupe montée dans une goutte d'eau.

On constate alors, dans les cellules du parenchyme vert, l'existence d'une coloration rouge répartie en taches ou en traînées plus ou moins régulières, et qui est absolument identique à celle obtenue directement par l'action du méthanal sur le réactif en question.

Ceci doit s'expliquer de la manière suivante : le bisulfite de

sodium, pénétrant dans l'intérieur de la plante, fixe le méthanal au fur et à mesure de sa production pendant l'assimilation chlorophyllienne. L'alcool absolu par déshydratation rend stable cette combinaison bisulfitique, qui se décompose ensuite sous l'action de l'eau ; le méthanal se dégage alors et, se trouvant en présence du méthylparamidométacrésol, donne avec lui la coloration rouge caractéristique.

Ainsi, il paraît possible de caractériser directement dans la plante le méthanal *in situ*. Il ne s'agit pas encore d'une localisation. Nous avons exprimé l'espoir d'obtenir cette localisation au moyen de ce réactif, mais nous n'avons pas encore trouvé le dispositif convenable et force nous a été, la localisation ayant son intérêt, de nous rabattre sur le bisulfite de rosaniline qui, depuis les travaux de Pollacci mérite, comme nous l'avons vu, une certaine confiance.

Des lentilles d'eau (*Lemna minor* Lin.) sont mises à flotter sur une solution de bisulfite de rosaniline et exposées à la lumière. Très rapidement apparaît sur les feuilles une coloration rouge violet. Cette coloration varie un peu avec le degré de concentration de la fuchsine : elle est plus rouge avec une solution à 1/1000, plus violette avec une solution à 0,2/1000. Les lentilles d'eau sont examinées ensuite au microscope soit telles quelles, soit en coupe après inclusion dans la paraffine ; on constate alors que la coloration est localisée dans les chloroplastides (fig. 11) ; elle ne se manifeste pas dans les autres éléments de la cellule chlorophyllienne et, si elle peut apparaître en d'autres points du corps de la plante, ce n'est pas, comme nous allons le voir avec la même allure.

Cette coloration est, en général, particulièrement intense dans la partie périphérique des chloroplastides, ce qui selon toute probabilité doit être le résultat d'un phénomène d'interférence ; elle résiste à l'action des dissolvants : eau, éther, alcool, xylol, chloroforme, sulfure de carbone, etc.

L'expérience est refaite dans l'obscurité : aucune coloration apparente ne se manifeste ; cependant, l'examen microscopique

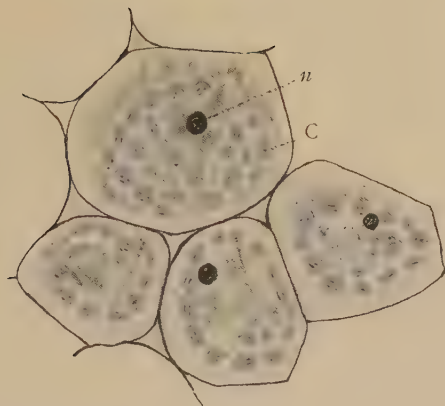


FIG. 11. — *Lemna minor* ayant végété à la lumière sur une solution de bisulfite de rosaniline. Vue de face.

C, chloroplastides ; n, noyau.

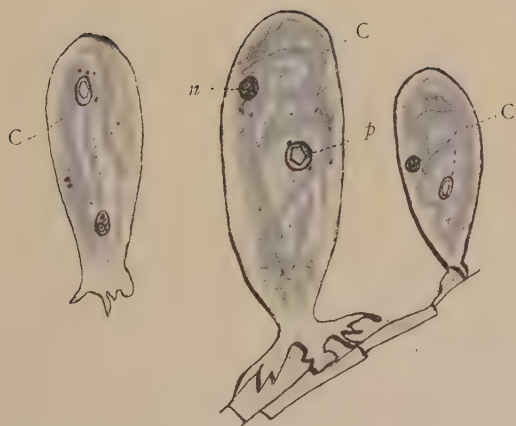


FIG. 12. — Jeunes *Oedogonium* ayant végété à la lumière dans une solution de bisulfite de rosaniline.

n, noyau ; p, pyrénioïde ; C, chloroplastides.

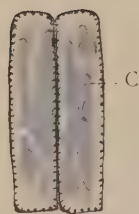


FIG. 13 — Cellules de *Diatomées* ayant végété à la lumière sur une solution de bisulfite de rosaniline.

C, chloroplastides.

révèle la formation dans les cellules de taches plus ou moins régulières de couleur rouge brun. Ces taches rouges doivent être vraisemblablement attribuées à une production de chlorophyllane due à l'acidité du réactif; l'intensité de cette coloration est liée, en effet, au degré d'acidité de la solution et, si l'on neutralise celle-ci par une goutte d'ammoniaque, elle n'apparaît pas. Quoi qu'il en soit, cette coloration n'a rien de commun avec la réaction qui nous occupe, et l'on peut dire qu'à l'obscurité le résultat de l'expérience est négatif : pas de coloration dans les chloroplastides. La coloration dans ces éléments est donc liée à la fonction chlorophyllienne.

Ailleurs, dans les régions avoisinant les points végétatifs par exemple, la coloration rouge violacé peut aussi se manifester, notamment dans les cellules de la coiffe et dans les poils absorbants, mais la lumière ne joue ici aucun rôle et, lorsqu'elle fait défaut, la coloration apparaît aussi bien.

Ces expériences ont été répétées sur des plantes appartenant aux divers embranchements du règne végétal : *Ligustrum vulgare* Lin., *Elodea canadensis* Michx., *Pontederia crassipes* Mart., *Pistia stratiotes* Lin., *Trianaea bogotensis* Karst, *Azolla caroliniana* Weld, des algues du genre *Oedogonium* et diverses espèces de Diatomées qui, toutes, ont donné des résultats concordants. Seules varient avec les plantes considérées, la rapidité d'apparition de la coloration et la nuance de cette coloration; violet rougeâtre par exemple avec le *Pontederia crassipes* Mart, elle est mauve avec le *Pistia stratiotes* Lin. Mais toujours ce sont les chloroplastides qui se colorent; ceci est particulièrement net sur de jeunes *Oedogonium* (fig. 12) et sur des Diatomées (fig. 13) où les chloroplastides en nombre restreint ont des formes particulières et des dimensions relatives importantes.

Le méthanal n'est donc pas réparti d'une manière diffuse dans le protoplasma, il n'est pas en état de *divagation* dans la plante; ceci a son importance, car nous le disions au début de ce chapitre, le méthanal est un puissant antiseptique,

toxique pour le bioprotéon qu'il tue, « poison de la cellule » selon l'expression d'Etard ; et nous savons comment l'auteur de « la Biochimie et les chlorophylles » tire argument de ce fait pour nier *a priori* la possibilité de l'existence de ce corps dans les végétaux, et pour ruiner par contre-coup les théories qui gravitent autour de lui. Cependant, si le méthanal est localisé dans des éléments histologiques bien définis — les *chloroplastides* — l'argument perd singulièrement de sa valeur ; car on connaît de nombreux poisons qui sont dans le même cas, et personne ne songe à contester *a priori* leur existence.

Ainsi, d'une manière générale, il résulte de nos recherches comme de celles de nos prédécesseurs, et plus spécialement de Pollacci, que le méthanal existe réellement dans les plantes, existence qui n'a plus rien d'incroyable, si on reconnaît, comme nous l'avons fait, sa *localisation*.

CHAPITRE V

CONSIDÉRATIONS GÉNÉRALES SUR L'ENSEMBLE DES PHÉNOMÈNES PHOTOCHLOROPHYLLIENS

Le métabolisme photochlorophyllien n'est pas borné à l'assimilation du carbone ; tout le chimisme cellulaire des parenchymes foliaires est sous sa dépendance ; il est donc intéressant de jeter un coup d'œil d'ensemble sur le phénomène. On doit chercher à se faire une idée — ne serait-ce que théorique — du mode d'action totale de la chlorophylle.

Avec le temps et une étude de plus en plus serrée de la chimie des feuilles, on viendra sans doute à bout de bien des difficultés ; on reconnaîtra probablement aussi la nécessité, que déjà nous avons fait entrevoir (chap. I), d'établir des coupures dans le mode d'action des chlorophylles et dans le processus des synthèses organiques naturelles.

Pour l'instant, on s'en tient à l'unité dans l'uniformité.

Une foule de questions se posent, qui n'ont reçu en l'état actuel que des réponses provisoires.

L'excellente méthode qui consiste à supprimer une chose pour juger de son utilité, voir ce qui en son absence ne se passera plus, et en conclure que ce qui ne se passe plus en son absence et se passe en sa présence lui est dû, a été largement appliquée à la fonction chlorophyllienne depuis que, par les anesthésiques généraux, on est parvenu à la supprimer momentanément.

Il est possible cependant que la suspension de la fonction chlorophyllienne par les anesthésiques généraux soit une ques-

tion moins résolue qu'on ne le croit généralement, et qu'on ait mis une confiance trop absolue dans l'autorité de Claude Bernard.

Sans doute le fait subsistera, mais il sera nécessaire de l'enserrer dans des limites plus étroites. Il faudra dire notamment quelle quantité d'anesthésique est nécessaire pour suspendre la fonction chlorophyllienne et aussi pendant combien de temps il peut agir, car il est certain qu'on ignore quelle dose doit être administrée pour suspendre l'assimilation du carbone; le fait que la plante continue à vivre est — pour les végétaux aériens surtout — une constatation insuffisante, car ceci n'apprend pas si la fonction chlorophyllienne a été réellement suspendue et si la dose n'a pas été trop minime.

Déjà FRANK SCHWARZ¹ a montré qu'un *Elodea canadensis* qui, initialement dégage 20 bulles par demi-minute, soumis au chloroforme, en dégage 25 après trois minutes, 39 trois minutes plus tard, 36 deux minutes plus tard, 12 trois minutes plus tard, etc., et, enfin, 0 bulle après deux heures environ. Ceci peut passer pour une critique de la méthode basée sur la numération des bulles; mais ce peut être aussi la mise en évidence du rôle du facteur *temps* dans l'action du chloroforme.

Le rôle du facteur *masse* n'est pas moins important, puisque tout récemment KEGEL WERNER a mis en évidence qu'une dose de 0,7 à 0,4 pour 100 (avec 0,6 pour 100 pour optimum) de chloroforme agissant sur l'*Elodea canadensis* accélérât l'assimilation, et que celle-ci n'était suspendue que par des doses inférieures comprises entre 0,4 pour 100 et 0,05 pour 100.

Il est bien possible aussi que la dose convenable de chloroforme étant administrée pour suspendre la fonction chlorophyllienne, il se produise une action *rémanente* du genre de celle que nous avons mise en évidence dans l'action de l'obscurité et que, de même que la suppression de la radiation lumineuse n'arrête pas instantanément la fonction chloro-

¹ Frank Schwarz, Zur Kritik der Methode des Gazblasenzählens an submerseen Wasserpflanzen (*Unters. aus d. botan. Inst. zu Tübingen*, 1881-1885, p. 103).

phyllienne, et que celle-ci se poursuit encore pendant quelque temps dans l'obscurité, de même l'assimilation peut sans doute se poursuivre quelque temps après que la plante a été soumise au chloroforme et, de même aussi que l'assimilation ne repart pas instantanément sous l'action de la lumière, de même après que le chloroforme (dose convenable) a agi, existe-t-il probablement une certaine *latence* et faut-il un certain temps à la plante, pour qu'elle puisse à nouveau manifester les échanges gazeux qui sont ceux de l'assimilation.

JUMELLE a indiqué que l'on est prévenu du moment où la plante commence à souffrir par l'apparition de taches brunes ou noires sur les feuilles, ce qui, à notre avis, est un critérium de médiocre valeur, car il montre seulement que la limite de résistance de la plante est atteinte; or, dans une expérience bien conduite, on doit rester au-dessous de cette limite.

La seule ressource que l'on ait, est dans l'analyse du milieu gazeux.

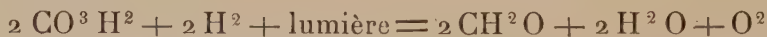
Nous avons cherché à déterminer la dose convenable de chloroforme nécessaire et suffisante pour suspendre la fonction chlorophyllienne et nous avons tâché, à cet effet, de surprendre l'instant où la plante cesse de dégager de l'oxygène, en nous basant sur ce fait que l'oxygène recolore en bleu une solution d'indigo décolorée par l'hydrosulfite de soude (réaction de Schützenberger). Cette étude poursuivie au moyen d'un dispositif spécial qui permettait à la fois d'introduire le chloroforme progressivement sous la cloche où la plante était en expérience, d'évacuer la solution indicatrice lorsqu'elle était recoloree, et de la remplacer par une solution décolorée, ne nous a pas donné de résultats bien nets. Peut-être le réactif doit-il être tenu pour un peu fautif: on comprend en effet que son extrême sensibilité vis-à-vis de l'oxygène, qui est sa qualité, peut être aussi son défaut en ce sens que l'on ne peut attendre de lui des indications précises que dans un milieu inerte (azote, hydrogène), qui n'est pas le milieu physiologique de la plante aérienne.

La question reste donc entière, et notre but ici a été seulement de montrer que toute expérience dans laquelle la fonction chlorophyllienne est supprimée par un anesthésique général, doit être précédée de l'étude de l'action de cet anesthésique sur la plante choisie.

Les échanges gazeux des végétaux verts ne se bornent pas à des dégagements d'oxygène ou d'anhydride carbonique; d'autres gaz peuvent être exhalés et Boussingault déjà avait reconnu que les végétaux dégagent un hydrocarbure qui est probablement le méthane (CH^4). Dans ces derniers temps cette étude a été reprise par Pollacci qui, en même temps qu'il a confirmé le dégagement constaté par Boussingault, a reconnu de plus que les végétaux exhalent de l'hydrogène. Nous avons vu comment il a fait entrer l'un et l'autre de ces gaz dans les équations qui expriment son hypothèse.

Reprenons ces équations. Dans sa conception, trois éléments nouveaux interviennent dans la photosynthèse: deux comme agents, l'électricité et l'hydrogène; un comme produit, le formène. Examinons chacun de ces points.

Remarquons tout d'abord que si CH^4 disparaît du deuxième membre, l'équation ne perd rien de sa valeur; elle s'écrit simplement :



Or, tout d'abord, il paraît vraisemblable que les respirations anaérobies qui ont leur siège dans la profondeur des tissus, ne sont pas étrangères au dégagement de ce gaz, mais même si ce dégagement est lié d'une manière quelconque à la photosynthèse, une tout autre origine nous paraît pouvoir lui être attribuée.

Quel que soit le système de formules adopté, on peut toujours supposer que l'agent qui réduit CO^2 en présence de $\text{H}^2 \text{O}$ est capable, dans les mêmes conditions, de poursuivre cette réduction sur $\text{CH}^2 \text{O}$ et de la pousser jusqu'à l'obtention d'un hydrocarbure.

En admettant que l'agent réducteur n'entre pas quantitativement dans la réaction, la première action s'écrira par exemple :



et la réduction plus avancée sera exprimée par la relation :



Ceci se produirait toutes les fois que CH^2O tendrait à s'accumuler. Il est évident en effet, que la faculté de mise en réserve par les végétaux doit avoir une limite; comme, d'un autre côté, la nutrition carbonée est liée à la radiation lumineuse, et comme la plante est dans l'impossibilité de se soustraire volontairement, au moins d'une manière complète, à cette radiation, il en résulte la nécessité d'une action autorégulatrice. La réduction du premier produit formé réalise cette autorégulation.

Dans cette conception, le méthane ne serait pas un produit normal de l'assimilation chlorophyllienne, mais un produit de rebut dont l'apparition serait liée à une surnutrition de la plante. Ceci, bien entendu, n'est qu'une hypothèse. Il appartient à l'expérimentation d'en sonder la valeur.

L'intervention de l'électricité dans l'ensemble du phénomène paraît fort acceptable; l'existence de courants trophiques, mise en évidence par M. RAPHAEL DUBOIS, la rend très légitime. Si on réfléchit que la lumière est considérée par MAXWELL comme une onde électrique, on ne voit rien d'impossible à ce que la radiation lumineuse soit transformée par la feuille en radiation électrique; la chlorophylle serait, dès lors, non pas un réducteur chimique, mais l'agent d'une transposition de longueurs d'ondes. On connaît déjà des corps susceptibles de produire de pareilles transpositions, et on sait notamment que l'esculine transforme les rayons de courte longueur d'onde (violets et ultra-violets) en rayons de longueur d'onde plus grande (verts et jaunes).

Cela étant, quel besoin aurait-on de chercher l'origine de l'hydrogène dans une désassimilation de corps hydrocarbonés? L'hydrogène peut très bien provenir de l'électrolyse de l'eau;

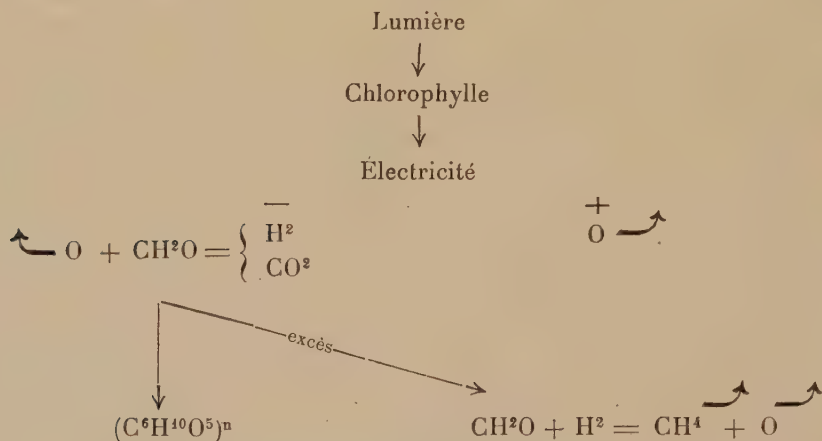
ainsi disparaît le cercle vicieux que FIORI¹ avait cru voir dans l'hypothèse de Pollacci.

Il y aurait par conséquent deux actes distincts dans l'assimilation du carbone :

1° De l'électricité serait produite qui, électrolysant l'eau, provoquerait une mise en liberté d'hydrogène à l'état naissant.

2° Cet hydrogène réduirait le gaz carbonique suivant le mécanisme admis, en donnant du méthanal et de l'oxygène (avec, dans certains cas, formation transitoire de H²O²).

L'ensemble du phénomène pourrait être exprimé par le schéma suivant :



Putz avait déjà dit quelque chose d'analogue : il pensait que la lumière agissait par les courants qu'elle produisait ; mais dans son argumentation, il a eu surtout en vue de mettre en évidence la possibilité *physico-chimique* d'une pareille action² et il ne semble pas qu'il ait reconnu l'existence dans les

¹ Fiori remarque, en effet, que cette élaboration d'hydrocarbones se produisant à la faveur d'un corps qui est libéré de leur propre décomposition, constitue un cercle vicieux comme on n'est pas habitué à en rencontrer dans la nature. Intorno ad una nuova ipotesi sull' assimilazione del carbonio del Dott. G. Pollaci (*Boll. Soc. Bot., ital.*, 1902).

² Putz, Die Reduktion der Kohlensäure im pflanzlichen Organismus. (*Jahresb. d. K. Lyceums zu Passau*).

« Die Umwandlung von Licht in Elektrizität erscheint nicht nur theoretisch

plantes de courants sous la dépendance de la lumière et de la chlorophylle.

Nous avons, le Dr Nogier et moi, repris la question sans que jusqu'à présent des résultats assez nets nous permettent de nous prononcer en faveur ou en défaveur de l'existence de courants *photochlorophylliens*. Voici, à titre documentaire, quel résultat nous a été fourni par l'étude de l'*Agave Mexicana* :

L'une des électrodes impolarisables en platine est piquée dans l'épaisseur de la feuille ; avec l'autre, on pique successivement l'épiderme supérieur et l'épiderme inférieur ; on observe :

1° La plante étant éclairée par une ampoule électrique, des déviations de (bras de levier 4 m. 50) :

Piqûre de l'épiderme supérieur	Piqûre de l'épiderme inférieur	L'aiguille est enlevée (courant de rupture)
1° 4 à droite	12 à droite	3 à droite
2° 4 —	11 —	2 —
3° 3 —	10 —	2 —
4° 6 —	10 —	1 1/2 —
5° 6 —	11 —	1 —

2° La plante étant abritée de la lumière par un écran (même bras de levier) :

1° 4 à droite	8 à droite	2 à droite
2° 3 —	6 —	2 —
3° 3 —	8 —	2 —

möglich, sondern es sind auch bereits Thatsachen bekannt, denen diese Energiewandlung zu Grunde zu liegen scheint.

Die mit chlorophyll ausgestattete Zelle wäre demgemäss als ein photoelektrisches system anzusprechen.

Die Künftige experimentelle Prüfung dieser neuen Hypothese schliesst in sich.

a) Den Nachweis eines elektrischen Stromes in der Zelle bei Einwirkung des Lichtes.

b) Die Reduktion der Kohlensäure durch Wasserstoff unter möglichst analogen Verhältnissen, wie sie in der Pflanzenzelle anzunehmen sind.

c) Die Umwandlung von Licht in Elektrizität durch irgend ein künstliches Systems welches einer Pflanzenzelle analog ist. »

En l'état actuel, il n'est pas possible de se prononcer, et si, comme nous en avons émis l'hypothèse, il y a, dans la plante, transposition de la radiation lumineuse en radiation électrique, on ne peut préciser à quel état agit cette dernière.

Peut-être aussi la composition chimique de la chlorophylle viendra-t-elle élucider le problème de son mode d'action, s'il se confirme, comme WILLSTATTER en a émis l'idée, qu'il y a là des composés organo-magnésiens analogues à ceux dont M. GRIGNARD a fait l'étude et qui sont devenus dans ses mains de si merveilleux agents de synthèses.

Quel que soit le mode d'action de la chlorophylle : qu'il y ait là un agent transformateur d'énergie, un puissant agent de synthèse — diastasique ou chimiquement défini — ou bien tout cela à la fois, il est certain que le rôle de cet agent dans la cellule verte est considérable. Chaque jour on découvre quelque nouvelle transformation chimique qui se trouve dans une corrélation plus ou moins étroite avec la fonction chlorophyllienne. C'est ainsi que, dans ces dernières années, CHARABOT, étudiant l'éthérification dans les plantes, a reconnu qu'il existe une relation nette entre l'intensité de l'activité chlorophyllienne et l'intensité de l'éthérification. L'influence de la fonction chlorophyllienne paraissant consister, d'après lui, en la rupture, par la transpiration (sans doute la chlorotranspiration), de l'équilibre du système réversible :



Et le même auteur a encore mis en évidence que les influences qui rendent les plantes plus aptes à la fonction chlorophyllienne favorisent en même temps la formation des éthers d'alcools terpéniques.

Mais où le retentissement de la fonction chlorophyllienne est le plus important, c'est dans la synthèse des composés quaternaires azotés ou phosphorés. L'importance primordiale de ces corps dans la nutrition générale des végétaux a naturelle-

ment attiré l'attention sur eux, et l'on connaît mieux l'action de la photosynthèse sur leur évolution.

En particulier, l'influence de la lumière et de la chlorophylle sur l'assimilation des phosphates a été observée par SCHIMPER, et POSTERNAK a fait connaître que le premier produit d'organisation de l'acide phosphorique dans les plantes à chlorophylle, doit être un acide phospho-organique dont il a reconnu la présence, qu'il a vu se former aux dépens des phosphates minéraux sous conditions qu'il y ait lumière et chlorophylle; et qu'il a nommé acide oxyméthylphosphorique, parce que sa composition brute PCH^5O^5 exprime la somme $\text{PO}^4\text{H}^3 + \text{CH}^2\text{O}$ et qu'il doit, par conséquent, être considéré comme résultant de l'action de l'acide phosphorique sur le méthanal que nous avons vu, d'autre part, être le premier produit de la photosynthèse carbonée.

Quand aux substances organiques azotées des végétaux verts, on pense bien qu'elles résultent de l'union des hydrocarbures, dont nous connaissons le mécanisme de formation, avec les azotates venus du sol, union qui ne va pas sans une réduction de ces derniers; mais si EM. LAURENT et MARCHAL ont vu que la lumière était nécessaire à l'obtention d'albuminoïdes dans les organes à chlorophylle, on est très indécis au sujet du mécanisme de cette synthèse, et on ignore quel est le premier produit de la réduction des azotates. Les uns pensent que les azotates agissant sur le méthanal donnent le méthane-nitrile $\text{H} - \text{C} \equiv \text{Az}$, puis l'asparagine $\text{C}^4\text{H}^8\text{Az}^2\text{O}^3$; d'autres, que ce corps résulte de l'action immédiate des azotates sur le glucose.

Nous avons pensé que l'étude des végétaux panachés serait encore susceptible de contribuer à la solution de ce problème.

Dans ces recherches, nous avons employé uniquement deux réactifs: la solution de sulfate de cinchonamine et la solution de diphenylamine dans l'acide sulfurique concentré. Le premier donne avec les azotates un précipité insoluble cristallin

et de détermination microchimique facile, le second est considéré, par Thouvenin notamment, comme réactif des azotites et des azotates avec lesquels il donne une coloration bleue.

Voici quels résultats nous avons obtenus :

	Sulfate de cinchonamine	Diphénylamine sulfurique
<i>Arundo Donax versicolor</i> Hort.		
Tige.	précipité	bleu
Feuilles {	Parties vertes	o
	Parties blanches	bleu
<i>Pelargorium zonale</i> L'Hérit. var. <i>M^{me} Salleron</i> .		
Tige.	précipité	bleu
Pétiole	précipité	bleu
Feuilles {	Parties vertes	o
	Parties blanches ou feuilles com- plètement blanches.	ou qq. rares cristaux bleu très faible o bleu intense

La conclusion qui semblerait découler de l'examen de ce tableau, c'est que les azotates présents dans la tige et dans le pétiole disparaissent dans le limbe, qu'il s'agisse des parties vertes ou des parties blanches, mais que l'azote se trouve dans ces dernières à l'état d'azotite. C'est aussi la conclusion que nous en avons tout d'abord tirée; seulement M. Lürz nous a tout aussitôt objecté¹, et nous lui en sommes vivement reconnaissant, que la diphénylamine sulfurique était un réactif insuffisant, puisque, comme l'a remarqué SCHIMPER, il donne sa coloration bleue non seulement avec les azotites et les azotates, mais encore avec une foule d'autres corps. L'état avancé de la végétation au moment où cette objection nous a été présentée, ne nous a pas permis de poursuivre cette étude que nous nous réservons de reprendre.

Un fait paraît devoir néanmoins subsister, c'est celui de l'absence d'azotates aussi bien dans les parties vertes que dans

¹ Par correspondance.

les parties blanches (autoparasites) des feuilles panachées exposées à la lumière.

L'accumulation des nitrates dans les végétaux étiolés constatée par CAPUS¹ n'infirme pas cette conclusion, car l'étiollement est une chose, et la panachure une autre chose. Cette même accumulation constatée par M. Lütz² dans les végétaux parasites et saprophytes contrairement aux observations précédentes de M. MIRANDE³, lesquelles peuvent être tenues pour suspectes en raison du réactif employé, n'infirme pas davantage notre constatation, car il y a encore une notable différence entre le parasitisme ou le saprophitisme et l'autoparasitisme des végétaux panachés.

Quand d'ailleurs cette différence n'existerait pas, aucune raison théorique ne prévaudrait contre un fait.

Mais nous le répétons, l'étude que nous avons faite de ce sujet en est encore à la phase préliminaire, cependant Treub⁴ ayant constaté que dans les feuilles panachées de *Dieffenbachia* sp. exposées à la lumière, les seules parties vertes donnent, à l'exclusion des parties blanches, la réaction qu'il a instituée du méthannitrile ($H - C \equiv Az$); ceci nous donne à espérer que les végétaux panachés n'ont pas dit leur dernier mot. Sans doute ils apporteront encore de précieux documents à la chimie végétale et spécialement à la connaissance du processus d'élaboration des composés organiques azotés en corrélation de la fonction chlorophyllienne.

¹ Capus, Sur la répartition et la migration des nitrates dans les tissus de la plante (*Ann. Agron.*, t. XII, 1886, p. 24).

² Lütz, Sur l'accumulation des nitrates dans les plantes parasites et saprophytes et sur l'insuffisance de la dyphénylamine sulfurique comme réactif microchimique de ces substances (*Bull. Soc. Bot. France*, 4^e série, t. VIII, février 1908, p. 104).

³ Mirande, Les plantes phanérogames parasites et les nitrates (*C. R. Acad. Sc.*, 9 sept. 1907).

⁴ Treub, Nouvelles recherches sur le rôle de l'acide cyanhydrique dans les plantes vertes (*Ann. du Jardin Botan. de Buitenzorg*, 2^e série, vol. VI, p. 105 et planche II).

CONCLUSIONS

I. Le dégagement d'oxygène corrélatif de l'absorption de l'anhydride carbonique reste une propriété de la plante verte vivante.

II. Les recherches que nous avons entreprises sur les végétaux panachés confirment l'idée de la nécessité de la chlorophylle dans l'assimilation du carbone gazeux ; elles se résument ainsi :

a) Dans un même organe morphologiquement défini, dont une partie est chlorophyllienne et l'autre achlorophyllienne, la seule partie chlorophyllienne possède le pouvoir d'absorber l'anhydride carbonique de l'air et de donner lieu, à la lumière, à un dégagement concomitant d'oxygène.

b) On n'observe jamais dans les parties blanches, tant à l'obscurité qu'à la lumière, qu'un échange gazeux respiratoire.

c) A masse de chlorophylle égale, la puissance d'assimilation peut être différente ; en particulier, on la trouve dans les parties vertes d'un sujet panaché très supérieure à ce qu'elle est dans la feuille d'un sujet vert, puisque, à surfaces foliaires égales (surfaces *chlorophylliennes* au plus dans le rapport de 1 à 2 et effet contraire des phénomènes respiratoires des parties blanches), il y a un égal retentissement sur le milieu. Il semble donc qu'en acquérant la panachure, le végétal conserve intacte la puissance d'assimilation que lui lègue son ancêtre vert.

III. Les études des phénomènes biologiques, sous la dépendance de la radiation lumineuse, ont montré, partout où elles ont été faites avec soin, que cette action était susceptible de *rémanence* et de *latence*, c'est-à-dire que, la cause ayant cessé d'agir, son effet continue à se faire sentir pendant quelque temps et que, la cause agissant, il faut aussi un certain temps pour que son effet soit rendu manifeste. Nos recherches ont montré que dans la fonction chlorophyllienne (échanges gazeux) il existait, au regard de l'action de la lumière, une pareille rémanence et une pareille latence.

IV. Toutes les recherches expérimentales ont montré, non seulement que la plante était capable de faire des hydrates de carbone à partir du méthanal, mais encore que ce corps devait exister effectivement dans la plante. L'emploi d'un nouveau réactif nous a permis de confirmer cette manière de voir, en caractérisant le méthanal *in situ* dans le parenchyme foliaire.

En outre, localisé comme il est dans les *chloroplastides*, la question préalable de sa nocivité vis-à-vis du protoplasma ne se pose plus.

V. Le dégagement du méthane peut être *théoriquement*, et en partie tout au moins, rapporté à l'établissement d'une autorégulation carbonée.

VI. *Théoriquement* encore, la chlorophylle peut être considérée, au moins dans une phase de son action, comme l'agent d'une transposition de la radiation lumineuse en radiation électrique.

Enfin, la conclusion la plus générale qui se dégage de cette étude, c'est qu'elle promet encore du travail à plusieurs générations.

BIBLIOGRAPHIE

PRINCIPALES ABRÉVIATIONS

<i>C. R.</i>	Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Paris.
<i>C. R. Soc. Biol.</i>	Comptes Rendus de la Société de Biologie, Paris.
<i>Bot. Zeit.</i>	Botanische Zeitung.
<i>Rev. gén. Bot.</i>	Revue générale de Botanique.
<i>Lieb. Ann.</i>	Liebig's Annalen der Chemie und Pharmacie.
<i>Ber. d. d. chem. Ges.</i>	Berichte der deutschen chemischen Gesellschaft.
<i>Ber. d. d. bot. Ges.</i>	Berichte der deutschen botanischen Gesellschaft.
<i>Bot. Centralb.</i>	Botanisches Centralblatt.
<i>Proc. Roy. Soc.</i>	Proceedings of the Royal Society, London.
<i>J. Pharm. Chim.</i>	Journal de Pharmacie et de Chimie.
<i>Bull. Soc. Bot. France.</i>	Bulletin de la Société botanique de France.
<i>Ann. Sc. natur.</i>	Annales des Sciences naturelles.
<i>Ann. Agron.</i>	Annales Agronomiques.

BIBLIOGRAPHIE

1. ACTON, *Proc. Roy. Soc.*, 1890, vol. XLVII.
2. ALQUIER (J.), *Analyse élémentaire des substances végétales*, Paris, 1902.
3. ANDRÉ (G.), Migration des matières azotées et ternaires dans les plantes annuelles (*C. R.*, 132, 1901).
4. — Recherches sur la nutrition des plantes étiolées *C. R.*, 137, 1903).
5. ANGSTRÖM, *Pogg. Ann.*, XCIII.
6. ARBAUMONT (D'), Simple note sur la production de la chlorophylle dans l'obscurité (*Bull. Soc. Bot. France*, 1880).
7. ARCANGELI, Sopra alcuni lavori del sign. A. Bach. concernenti la decomposizione dell'acido carbonico nella funzione di assimilazione (*Bull. Soc. Bot. Italiana*, 1894).
8. ARNAUD, Dosage de la carotine contenue dans les feuilles des végétaux (*J. Pharm. Chim.*, série V, vol. XVI).
9. — *C. R.*, 1885.
10. — *C. R.*, 1886.
11. ASKENASY, Beitrag zur Kenntniss des Chlorophylls und einiger daselbe begleitenden Farbstoffe (*Bot. Zeit.*, 1867).
12. — Ueber die Zerstörung des Chlorophylls lebender Pflanzen durch Licht (*Bot. Zeit.*, 1875).
13. AVERKIJEV, Précipitation de l'or métallique cristallin par l'aldéhyde formique (*Zeitschrift für anorganische Chemie*, Bd. XXXV, 1903).
14. BACH, Contribution à l'étude des phénomènes chimiques de l'assimilation de CO² (*C. R.*, 116, 1893).
15. — Sur le dédoublement de CO² sous l'action de la radiation solaire (*C. R.*, 116, 1893).
16. — Nouveau réactif permettant de démontrer la présence de l'eau oxygénée dans les plantes vertes (*C. R.*, 119, p. 286, et 1218, 1894).

17. BACH, Sur le mécanisme chimique de la réduction des azotates dans la formation des matières azotées dans les plantes (*C. R.*, 122, p. 1499).
18. BACH et CHODAT, Untersuchungen über die Rolle der Peroxyde in der Chemie der lebenden Zelle (*Ber. d. d. chem. Ges.*, XXXV, 1902).
19. — *Ibid.*, XXXVI, 1903.
20. — *Ibid.*, XXXVII, 1904.
21. BACON (Fr.), *Instauratio magna. Novum organum*, 1620.
22. BAEYER, Ueber die Wasserentziehung und ihre Bedeutung für das Pflanzenleben und die Gährung (*Ber. d. d. chem. Ges.*, III, 1870).
23. — *Ber. d. d. botan. Ges.*, Bd III, 1870.
24. BALLO, *Ber. d. d. chem. Ges.*, 1889.
25. BARANETZKY, Bemerkungen über die Wirkung des Lichtes auf vegetationsprozesse und Chlorophyllsersetzung (*Bot. Zeit.*, 1871).
26. BASS, *Der Stoffwechsel der Pflanzen mit besondern Berücksichtigung der neusten Forschungen über Kohlenstoffassimilation*, Aus d. Heimat, Stuttgart, XVI, 1903.
27. BATALIN, Ueber die Zerstörung des Chlorophylls in den lebenden Organen (*Bot. Zeit.*, 1874).
28. BECQUEREL, Action des rayons différemment réfrangibles sur l'iode et le bromure d'argent (*C. R.*, 79, 1873 et 1874).
29. BÉHAL, *Traité de chimie organique*, Paris, 1902.
30. BEHRENS, *Hilfsbuch zur Ausführung mikroskopischen Untersuchungen*, Braunschweig, 1883.
31. BELZUNG, Marche totale des phénomènes amylochlorophylliens (*Journ. de Bot.*, IX, 1895).
32. — *Anatomie et physiologie végétales*, Paris, 1900.
33. BENECKE, Ueber Oxalsäurebildung in grünen Pflanzen (*Bot. Zeit.*, LXI, 1903).
34. BENKOVICH, *Annal. d. Phys. u. Chem.*, CLIV, 1875.
35. BERNARD (Claude), *Leçons sur les phénomènes de la vie communs aux animaux et aux végétaux*, Paris, 1878.
36. BERNARD (Ch.), Sur l'assimilation chlorophyllienne (*Bot. centralbl. Beihefte*, Iéna, XVI, 1904).
37. — A propos de l'assimilation en dehors de l'organisme (*Bot. Centralbl.*, 1905, et *C. R.*, 20 février 1905).
38. BERT (Paul), Influence des diverses couleurs sur la végétation (*C. R.*, 73, 1871).
39. — Sur la région du spectre solaire indispensable à la vie végétale (*C. R.*, 87, 1878).
40. BERTHELOT, *Chimie organique*, 1898.
41. — Recherches sur les échanges gazeux entre l'atmosphère et

- les plantes séparées de leurs racines et maintenues dans l'obscurité (*C. R.*, 138, 1904).
42. BERZÉLIUS, Recherches sur la chlorophylle (lettre à Pelouze) (*C. R.*, 1838).
43. BEULAYGUE, Méthode de dosage des matières protéiques végétales (*C. R.*, 138, 1904).
44. *Biographie universelle*, Paris, 1825 et 1835.
45. BÖHM, Ueber die physiologischen Bedingungen d. Chlorophyllbildung (*Sitzungsber. d. Wiener Akad.*, LI, 1865).
46. — Ueber die Bildung von Sauerstoff durch grüne in kohlensäurehaltiges Wasser getauchte Landpflanzen (*Ibid.*, 66, 1872).
47. — Ueber den Einfluss der Kohlensäure auf das Ergrünen und Wachstum der Pflanzen (*Ibid.*, 68, 1873).
48. — Ueber die Respiration der Landpflanzen (*Ibid.*, 67, 1873).
49. — Ueber Stärkebildung in verdunkelten Blatttheilen der Feuerbohne (*Ber. d. d. chem. Ges.*, X, 1877).
50. — Ueber die Entwicklung von Sauerstoff aus grünen Zweigen unter ausgekochtem Wasser in Sonnenlicht (*Ann. d. Chemie*, 185, 1877).
51. — *Bot. Zeit.*, 1883.
52. BONNET, *Recherches sur l'usage des feuilles dans les plantes*, Göttingue et Leide, 1754.
53. — *Essai sur le développement des plantes qui croissent dans une substance autre que la terre.*
54. BOKORNY, Wird bei der Kohlensäureassimilation Formaldehyd als Zwischenglied zwischen Stärke und Kohlensäure gebildet? (*Natw. Wochenschr.*, Iéna, XVII, 1902).
55. — Physiologisches über die Kohlenhydrate (*Pharm. Centralb.*, Dresden, XLIII, 1902).
56. — Ueber die Assimilationsenergie einiger Pilze verglichen mit der grünen Pflanzen (*Arch. Ges. Physiol.*, Bonn, 89, 1902).
57. — Notiz über die Bildung stark schmeckender Stoffe durch die Einwirkung von Hefe auf Eiweiss (*Chem. Ztg.*, Cöthen, XXVII, 1903).
58. — Zur Frage der Kohlensäureassimilation in grünen Pflanzen (*Chem. Ztg.* Cöthen, XXVII, 1903).
59. — Ueber Stärkebildung am Formaldehyd (*Ber. d. d. bot. Ges.*, 1891).
60. — Ernährung grüner Pflanzenzellen mit Formaldehyd (*Thiel's Landw. Jahrb.*, Bd. XXI, 1892).
61. BONNIER et MANGIN, Recherches sur l'action chlorophyllienne séparée de la respiration (*Ann. sc. natur.*, 7, III, 1883).
62. — Respiration et transpiration des champignons (*Ann. sc. natur.*, 6^e série, 1884).

63. BONNIER et MANGIN, Recherches sur la respiration des tissus sans chlorophylle (*Ibid.*).
64. BONNIER, Recherches physiologiques sur les plantes parasites (*Bull. scient. du Nord de la France et de la Belgique*, t. XXV, 1893).
65. BONNIER et LECLERC du Sablon, *Cours de botanique*, Paris, 1901.
66. BONNIER, Les nouveaux travaux sur la nature et le rôle physiologique de la chlorophylle (*Ann. Sc. Natur.*, 6^e série, X, 1880).
67. BORODIN, Ueber krystallinische Nebenpigmente des Chlorophylls (*Mélanges biologiques de Saint-Petersbourg*, t. XI).
68. — Ueber Chlorophyllkrystalle (*Sitzungsber. d. botan. Sektion d. St-Petersb. Naturforscher Ges.*, 1881, et *Bot. Zeit.*, 1882).
69. BORSCHOW, Notiz über den Polychroismus einer alkoholischen Cyaninlösung (*Bot. Zeit.*, 1875).
70. BOUGAREL, Sur une nouvelle matière colorante rouge accompagnant la chlorophylle (*Bull. Soc. Chim.*, Paris, XXVIII, 1877).
71. BOUILHAC (Raoul), Influence de l'aldéhyde formique sur la végétation de quelques algues d'eau douce (*C. R.*, 1902).
72. BOUSSINGAULT, *Chimie agricole*, Paris, 1860-1874.
73. — Etude sur les fonctions physiques des feuilles (*Ann. de Chim. et de Phys.*, 5^e série, XIII, 1878).
74. — *C. R.*, 1863.
75. — Etude sur les fonctions des feuilles (*C. R.*, 60 et 61, 1865 ; *Ann. de Chim. et de Phys.*, 4^e série, XIII, 1868 ; *C. R.*, 68, 1869).
76. BREDOW, Beiträge zur Kenntniss der Chromatophoren (*Pringsheim's Jahrbücher*, Bd. XXII, 1891).
77. BREWSTER, On the colours of natural bodies (*Transact. of the Royal Society of Edimburgh*, XII, 1834).
78. BRIOSI, Sul lavoro della clorofilla nella vite (*Atti della stazion chim.-agrar-sperimentale di Palermo*, 1878, I).
79. BRONGNIART (A.), Recherches sur la structure et sur les fonctions des feuilles (*Ann. des sc. natur.*, XXI, 1830).
80. BROWN et MORRIS, Chimie et physiologie des feuilles (*Journ. of chem. Soc.*, LXIII, résumé in *Ann. Agron.* t. XX).
81. BUSCALIONI et POLLACCI, Le antocianine e il loro significato biologico nelle piante (*Atti dell' istituto bot. dell'Universita di Pavia*, II, 1904, résumé in *Bot. Centralbl.*, n° 41, 1904).
82. CADET DE CASSINCOURT, *Journ. de Pharm.*, 1818.
83. CAILLETET, De l'influence des divers rayons colorés sur la décomposition de l'acide carbonique par les plantes (*C. R.*, 65, 1867).

84. CAILLETET, *Ann. de Chim. et de Phys.*, 4^e série, XIV, 1868.
85. — Sur l'origine du carbone fixé par les végétaux à chlorophylle (*C. R.*, 1871).
86. CALVERT et FERRAND, Mémoire sur la végétation considérée sous le point de vue chimique (*Ann. sc. natur.*, 3^e série, 1844, et *J. Pharm. Chim.*, 1844).
87. DE CANDOLLE, Recherches sur l'influence de la lumière (*Journ. de Phys.*, IX).
88. — *Physiologie végétale*, Paris, 1832.
89. CARTEL, Recherches physiologiques sur la transpiration et l'assimilation pendant les nuits norvégiennes (*Rev. gén. Bot.*, t. II, 1890).
90. CAZENEUVE, Sur l'emploi de la métaphénylène diamine pour caractériser l'oxygène actif (*Bull. Soc. Chim.*, Paris, 3^e série, V, 1891).
91. CÉSALPIN, *De plantis*, Libris XVI, 1583.
92. CHARABOT, Sur le rôle de la fonction chlorophyllienne dans l'évolution des composés terpéniques (*Bull. Soc. Chim.*, 3^e série, 1901, et *C. R.*, 132, 1901).
93. CHARABOT et HÉBERT, Formation des composés terpéniques dans les organes chlorophylliens (*Bull. Soc. Chim.*, 3^e série, XXXI, 1904, et *C. R.*, 138, 1904).
94. CHARABOT et HÉBERT, Recherches sur l'acidité végétale (*C. R.*, 138, 1904).
95. CHARPENTIER, Recherches sur la physiologie d'une algue verte (*Ann. Inst. Pasteur*, XVII, 1903).
96. CHATIN et FILHOL, Recherches sur les matières colorantes des feuilles (*C. R.*, 57, 1863).
97. CHATIN, *De la feuille*, Paris, 1874.
98. CHAUTARD, Nouvelles bandes surnuméraires produites dans les solutions de chlorophylle sous l'influence d'agents sulfurés (*C. R.*, 78, 1874).
99. CHEVREUL, Observations à propos de la dernière note de M. Trécul relative à la chlorophylle (*C. R.*, 89, 1879).
100. CHODAT, *Principes de botanique*, Genève, 1907.
101. CHRAPOWITZKI, *Bull. Acad. des Sc. de St-Petersbourg*, 1887.
102. CHURCH, A chemical study of vegetable albinism (*Journ. of. chem. Soc.*, 1879, 1880, 1886).
103. CLOËZ et GRATIOLET, Recherches expérimentales sur la végétation des plantes submergées (*Ann. de Chim. et de Phys.*, 3^e séries, XXXII, 185).
104. CLOËZ, Observations sur la nature des gaz produits par les plantes submergées sous l'influence de la lumière (*C. R.*, 57, 1863).

105. CLOËZ, Remarques sur la décomposition du gaz acide carbonique par les feuilles diversement colorées (*C. R.*, 57, 1863).
106. COPELAND, Chemical stimulation and the evolution of carbon dioxide (*Bot. gaz. Univ.*, Chicago, XXXV, 1903).
107. CORENWINDER, Recherches sur l'expiration nocturne et diurne des feuilles (*C. R.*, 57, 1863).
108. — Expériences sur les feuilles colorées (*C. R.*, 57, 1863).
109. — Les feuilles des plantes exhale-t-elles de l'oxyde de carbone ? (*C. R.*, 60, 1865).
110. — Recherches chimiques sur la végétation (*C. R.*, 82, 1876).
111. — Origine du carbone des végétaux (*la Belgique horticole*, 1878).
112. CORENWINDER et CONTAMINE, De l'influence des feuilles sur la production du sucre dans les betteraves (*C. R.*, 87, 1878).
113. COSSA, Chlorophyllentfärbung durch Magnesiumlicht (*Ber. d. d. chem. Ges.*, VII, 1874).
114. COUPIN, Sur l'assimilation des alcools et des aldéhydes par le *sterigmatocystis nigra* (*C. R.*, 138, 1904).
115. COURCHET, *Ann. sc. natur. Bot.*, série VII, 1888.
116. CRAIG, On the determination of formaldehyde (*J. amer. chem. Soc.*, XXIII, 1901).
117. CRATO, Gedanken über die Assimilation (*Ber. d. d. Bot. Ges.*, 1892, et *C. R.*, X, 1893).
118. CROS, De l'action des différentes lumières colorées sur une couche de bromure d'argent imprégnée de diverses matières colorantes organiques (*C. R.*, 88, 1879).
119. CURTIUS et REINKE, *Ber. d. d. chem. Ges.*, 1897.
120. CVĚT (M.), Investigation physiologique de la chlorophylle. Méthode et problèmes (*Trav. Soc. natur. St-Pétersb.*, XXXIII, 1902).
121. CZAPEK, Der Kohlenhydrat-Stoffwechsel der Laubblätter im Winter (*Ber. d. d. bot. Ges.*, XIX, 1901, Berlin).
122. — *Biochemie der Pflanzen*, Iéna.
123. DASTRE, *la Vie et la Mort*, Paris, 1903.
124. DAUBENY, On the action of light upon plants (*Philos. Transact.*, I, 1836).
125. DAVY, *Eléments de chimie agricole*, Paris, 1819.
126. DEDU, *De l'âme des plantes*, 1685.
127. DEHÉRAIN, Recherches sur l'assimilation des substances minérales par les plantes (*Ann. sc. nat.*, 5^e série, t. VIII, 1867).
128. — Sur l'évaporation de l'eau et la décomposition de l'acide carbonique par les feuilles des végétaux (*Ann. sc. natur.*, 5^e série, XII, 1869).
129. — Observations sur le mémoire de M. Wiesner (*Ann. sc. natur.*, 6^e série, IV, 1877).
130. DEHÉRAIN et MAQUENNE, Sur la décomposition de l'acide carbonique

par les feuilles éclairées par des lumières artificielles
(*Ann. sc. natur.*, 6^e série, IX, 1878).

131. DEHÉRAIN, Chimie agricole (*Encyclopédie chimique*, t. X).
132. DEHÉRAIN et VESQUE, *Ann. Agron.*, t. II.
133. DEHÉRAIN, *Traité de chimie agricole*, Paris, 1902.
134. DELÉPINE, Action de l'eau sur l'aldéhyde formique ; application du rôle de cette substance dans les végétaux (*C. R.*, 1896).
135. DEMENTIEW, Zur Frage über die Bildung und Zersetzung des Chlorophylls (*Bull. de la Société imp. des natur. de Moscou*, 1876).
136. DETLEFSEN, *Bot. Inst. Würzburg*, 1888.
137. DRAGENDORFF, *Die qualitative und quantitative Analyse von Pflanzen und Pflanzentheilen*, Göttingen, 1882.
138. DRAPER, Sur la décomposition du gaz carbonique et sur celles des carbonates alcalins par la lumière du soleil (*Ann. de Chim. et de Phys.*, 3^e série, II, 1844).
139. — Does Chlorophyll decompose Carbonic acid (*Nature*, 1880).
140. DUBOIS (Raphaël), Sur la bioélectrogenèse chez les végétaux (*Ann. Soc. Linn.*, Lyon).
141. — *Traité de physiologie générale*, Paris, 1896.
142. — Sur le mécanisme intime de la fonction chlorophyllienne (*C. R. Soc. Biol.*, LXII).
143. — Influence de la lumière solaire sur le dégagement et sur l'orientation des molécules gazeuses en dissolution dans l'eau de mer (*C. R.*, t. CXLVI, n^o 8, 1908).
144. DUMAS, *Essai de statique chimique des êtres organisés*, 1824.
145. DUTROCHET, *Mémoires pour servir à l'histoire anatomique et physiologique des végétaux et des animaux*, Paris, 1837.
146. EBERMAYER, *Physiologische Chemie der Pflanzen*, Berlin, 1882.
147. ELFVING, Ueber eine Beziehung zwischen Licht und Etiolin (*Arch. d. Botan. Inst. Würzburg*, II, 1880).
148. EMICH, Mikrochemischer Nachweis von Alkalien und Säure. Notiz über die Auffindung kleiner Mengen von Ozon und Wasser (*Sitz. Ber. Ak. Wien*, CX, 1901).
149. ENGELMANN, Neue Methode zur Untersuchung der Sauerstoffausscheidung thierischer und pflanzlicher Organismen (*Bot. Zeit.*, 1881).
150. — Ueber Sauerstoffausscheidung von Pflanzenzellen im Mikrospectrum (*Bot. Zeit.*, 1882).
151. — Ueber Assimilation von Haematococcus (*Bot. Zeit.*, 1882).
152. — Farbe und Assimilation (*Bot. Zeit.*, 1883).
153. ERDMANN, Fluorescenz des Blattgrüns (*Journ. f. pract. Chemie*, LXXV, 1857).
154. ERLÉNMEYER, Das Wasser als Oxydations und Reduktionsmittel (*Ber. d. d. chem. Ges.*, 1887).

155. ETARD, Méthode d'analyse immédiate des extraits verts (*C. R.*, t. CXIV).
156. — *La biochimie et les chlorophylles*, Paris, 1906.
157. EULER, Zur Kenntniss der Assimilationsvorgänge (*Berlin. Ber. d. d. chem. Ges.*, XXXVII, 1904).
158. EWART, The relations of chloroplastid and cytoplasm (*Bot. Centralbl.*, LXXII, 1897).
159. FAMINTZIN, Influence de la lumière artificielle sur le *spirogyra orthospira* Naeg (*Ann. sc. natur.*, 5^e série, VII, 1865, et *Mélanges biol. de St-Pétersb.*, V, 1865).
160. — De l'influence de l'intensité de la lumière sur la décomposition de l'acide carbonique par les plantes (*Ann. sc. nat.*, 6^e série, X, 1880).
161. — *Ueber Chlorophyllkörner der samen und Keimlinge*, Saint-Pétersbourg, 1893.
162. FAUCHERON, *Précis de botanique*.
163. FAUCONPRET, Recherches sur la respiration des végétaux (*C. R.*, 1864, 58).
164. FEDER, *Revista de farmacia*, mars 1907.
165. FILHOL, Recherches sur les propriétés chimiques de la chlorophylle (*C. R.*, 61, 1865).
166. — Recherches sur la chlorophylle (*C. R.*, 66, 1868).
167. — Recherches sur la matière colorante verte des plantes (*Ann. de Chim. et de Phys.*, 4^e série, XIV, 1868).
168. — Note sur la chlorophylle (*C. R.*, 79, 1874).
169. FIORI, Intorno ad una nuova ipotesi sull'assimilazione del carbonio del Dott. G. Pollacci (*Bull. Soc. bot. ital.*, 1902, et *Bot. Centralbl.*, XCVI, 1904).
170. FISCHER, Bildung von Acrose aus Formaldehyd (*Ber. d. d. chem. Ges.*, XXII).
171. — Synthetische Versuche in der Zuckergruppe (*Ber. d. d. chem. Ges.*, XXII).
172. — Synthese des Traubenzuckers (*Ber. d. d. chem. Ges.*, XXIII).
173. FLAHAUT, Sur la présence de la matière verte dans les organes actuellement soustraits à l'influence de la lumière (*Bull. Soc. bot. de France*, XXVI, 1879).
174. — Sur la formation des matières colorantes dans les végétaux (*Bull. Soc. bot. de France*, XXVI, 1879).
175. FRANK, *Pringsheim's Jahrb.*, 1872.
176. FRÉMY, Recherches sur la matière colorante verte des feuilles (*C. R.*, L, 1860).
177. FRIEDEL (J.), Formation de la chlorophylle dans l'air raréfié et dans l'oxygène raréfié (*C. R.*, septembre 1902).

178. FRIEDEL (J.), Assimilation chlorophyllienne en l'absence d'oxygène (*C. R.*, 140, 1905).
179. — Assimilation chlorophyllienne en dehors de l'organisme (*C. R.*, 1901).
180. GARDNER, *Philosoph. Magazine*, 1844.
181. GARREAU, *Ann. sc. natur.*, 1850.
182. GAUTIER (A.), *Revue scientifique*, février 1877.
183. — Sur la chlorophylle (*C. R.*, 89, 1879).
184. — Réponse à M. Trécul et à M. Chevreul relativement à la chlorophylle cristallisée (*C. R.*, 89, 1879).
185. — *Chimie biologique*.
186. GAY-LUSSAC et THÉNARD, *Recherches physico-chimiques*, Paris, 1811.
187. GÉRARD (R.), *Traité de micrographie botanique*, Paris, 1887.
188. — *De l'alimentation des plantes* (Discours prononcé à la séance de rentrée de l'Université de Lyon, 3 novembre 1900).
189. GERLACH, Ueber die Ursache der Unbeständigkeit carotinartiger Farbstoffe (*Beiträge von W. Zopf*, 1892).
190. GERLAND, Ueber die Einwirkung des Lichtes auf das Chlorophyll (*Poggend. Annal.*, 143, 1871).
191. — Das Chlorophyll und seine Bedeutung beim Lebensprocesse der Pflanzen (*Ber. d. Ver. f. Naturkunde in Cassel*, 1880).
192. GOLDSCHMIDT (Carl), Reactionen mit Formaldehyd (*Chem. Ztg. Cöthen*, XXVI, 1902).
193. GODLEWSKY, Abhängigkeit der Stärkebildung in den Chlorophyllkörnern von den Kohlensäuregehalt der Luft (*Flora*, 1873).
194. — Ueber das Entstehen und verschwinden des Amylums in Chlorophyllkörnern (*Ber. d. Akad. in Krakau*, II, 1875, Aus *Just. Jahresber.*, 1875).
195. — Ist das Assimilationsprodukt der Musaceen Oel oder Stärke (*Flora*, 1877).
196. GRAFE (V.), Über ein neues spezifisches Formaldehydeagens (*Bot. Centralbl.*, n° 49, 1906).
197. GRAFE und PORTHEIM, Untersuchungen über die Rolle der Kalkes in der Pflanze (*Bot. Centralbl.*, n° 4, 1907).
198. GRANDEAU, Recherches expérimentales sur le rôle des matières organiques dans la nutrition des plantes (*C. R.*, 74, 1872).
- 198 bis. — *Cours d'agriculture de l'Ecole forestière. Chimie et Physiologie*, Paris, 1879.
199. GRIFFITHS, Chlorophyllwahrscheinlich ein Verbindung von Eisen mit einem der Glukoside (*Chem. News*, 49).
200. GRIFFON, *l'Assimilation chlorophyllienne et la coloration des plantes* (thèse sciences, Paris, 1899).
201. — Revue des travaux de physiologie et de chimie végétales parus de 1893 à 1900 (*Rev. Gén. Bot.*, Paris, XIV, 1902).

202. GRIGNARD, les Combinaisons organo-magnésiennes mixtes et la synthèse organique (*Rev. génér. des sciences*, Paris, 1903).
203. GUIGNET, C. R., 100.
204. GUILLEMIN, Production de la chlorophylle et direction des tiges sous l'influence des rayons ultraviolets, calorifiques et lumineux du spectre solaire (*Ann. sc. natur.*, 4^e série, VII, 1857).
205. HAGENBACH, Untersuchungen über die optischen Eigenschaften des Blattgrüns (*Poggend. Annal.*, 141, 1870).
206. HALES, *Statical essays containing vegetable statics*, etc., London, 1727, traduct. de M. de Buffon, Paris, 1735.
207. — *Haemostatics*, 1733.
208. HAMARSTEN, *Physiologische Chemie*.
209. HAMILTON-ACTON, The assimilation of carbon by green plants from certain organic compounds (*Proc. Roy. Soc.*, 280, 1889).
210. HANSEN, Geschichte der Assimilation und Chlorophyllfunction (*Habilitationsschrift*, Würzburg, 1882).
211. HARRIES, Zur Kenntniss des Formaldehyds (*Ber. d. d. chem. Ges.*, Berlin, XXXIV, 1901).
212. HARTSEN, Neue Untersuchungen über das Chlorophyll (*Chem. Centrbl.*, 1872 et 1875).
213. HÉBERT et CHARABOT, Influence de la nature du milieu extérieur sur la composition organique de la plante (*C. R.*, 137, 1903).
214. HENNEGUY, *la Cellule*, Paris, 1896.
215. HERAPATH, *Ber. d. d. chem. Ges.*, t. II.
216. HERSCHELL (W.), Ueber die Wirkung der Strahlen des Sonnenspektrums auf vegetabilische Pflanzen (*Bot. Zeit*, 1843).
217. HOFFMANN, Contribution à l'étude de l'aldéhyde méthylique (*C. R.*, 1867).
218. HOFMEISTER, la Chimie de la cellule (*Rev. gén. sc.* Paris, XIII, 1902).
219. HOLLE (G.), Ueber die Assimilationsthätigkeit von *Strelizia Reginae* (*Flora*, 1877).
220. HOPPE-SEYLER, Einfacher Versuch zur Demonstration der Sauerstoffausscheidung durch Pflanzen im Sonnenlichte (*Zeit. f. phys. Chemie*, II, 1879).
221. — Ueber das Chlorophyll der Pflanzen (*Bot. Zeit.*, 1879, et *Zeitschr. f. physiol. Chem.*, IV, 1880, et V, 1881).
222. HORSFORD, Die Reduktion der Kohlensäure zu Kohlenoxyd durch Eisenphosphat (*Sitzungsber. d. Wiener Akadem.*, LXVII, 1873).
223. HORSHMAR, *Pogg. Ann.*, 1855.
224. D'HUBERT, *Végétaux panachés*, résumé in *Rev. gén. Bot.*, 1905.

225. HUNGER, Ueber das Assimilationsprodukt der Dictyotaceen (*Jahrb. wiss. Bot.*, Leipzig, XXXVIII, 1902).
226. HUEPPE (P.), Ueber die Assimilation Chlorophyllfreie organismen (*Arch. f. Anat. u. Physiol.*, 1905, et *Bot. Centralbl.*, n° 49, 1906).
227. HUSEMAN, Ueber Carotin und Hydrocarotin, Göttingen, 1860.
228. ICERY, *Ann. de Chim. et de Phys.*, 4^e série, t. V, 1865.
229. INGENHOUSZ, *Essay upon vegetables*, 1779.
230. — *On the nutrition of plants*, 1796.
231. IMMENDORF, Das carotin im Pflanzenkörper und einiges über den grünen Farbstoff des Chlorophyllkorns (*Bot. Centralbl.*, XII, p. 210).
232. IWANOFF, Versuche über die Frage ob in den Pflanzen bei Lichtabschluss Eiweistoffe sich bilden (*Landw. Versuchstat.*, Berlin, LV, 1901).
233. JACKSON (H.), On the condensation of formaldehyde and the formation of β -acrose, Cambridge (*Proc. Phil. Soc.*, II, 1901).
234. JODIN (V.), Recherches sur la glycogénèse végétale (*C. R.*, 85, 1877).
235. — Etudes sur la chlorophylle (*C. R.*, 102).
236. JODIN (F.-O.), Action chimique de la lumière sur quelques principes immédiats des végétaux (*C. R.*, 59, 1864).
237. JÖNSSON, Farbenstimmungen des Chlorophylls bei verschiedenen Pflanzenformen (*Bot. Centralbl.*, XCIII, 1903).
238. JUMELLE, Sur l'assimilation chlorophyllienne des arbres à feuilles rouges (*C. R.*, CXI).
239. — Influence comparée des anesthésiques sur l'assimilation et la transpiration chlorophyllienne (*C. R.*, t. CXI).
240. — Influence des anesthésiques sur la transpiration des végétaux (*Rev. gén. bot.*, t. II, 1890).
241. — Revue des travaux de physiologie et de chimie végétales parus de juillet 1889 à avril 1890 (*Rev. gén., bot.*).
242. KANITZ, Ueber den Einfluss der Temperatur auf die Kohlendioxyd-Assimilation (*Zeitschr. f. Elektrochemie*, Bd. XI, 1905, et *Bot. Centralbl.*, n° 49, 1906).
243. KEGEL (Werner), Ueber den Einfluss von Chloroform und äther auf die Assimilation von *Elodea Canadensis* (*Diss. d. phil. Fak. Göttingen*, 1905, et *Bot. Centralbl.*, 1906).
244. KEEGAN, The chemistry of some common plants (*Naturalist.*, London, 1902 et 1904).
245. KERNSTOCK, Gibt es eine Theorie der Art und Weise der Stärkebildung im Chlorophyll (*Jahresb. d. Akad. naturw. ver. in Graz*, III, 1877).
246. KIENITZ-GERLOFF, Der Kreislauf des Stickstoffs auf der Erde (*Natur. u. Schule*, Leipzig, I, 1902).

247. KIMPFELIN, De la présence du méthanal (aldéhyde formique) dans les végétaux verts (*C. R.*, janvier 1907).
248. — Action du bisulfite de rosaniline sur les végétaux verts (*Ann. Soc. Linn. Lyon*, 1907).
249. — Réflexions sur la protosynthèse (*Ass. fr. Avanc. des Sciences*, Congrès de Reims, 1907).
250. KLEBS, Vorkommen von Carotin in Euglena (*Unters. aus. d. bot. Inst. in Tübingen*, Bd. I).
251. KLEIN, A propos des courants électriques dans les plantes (*Zapiski Kievskavo Obchtchevtva Estiestvoispouitatelei*, Kieff, XVII, I, 1901).
252. KLINGER, *Ber. d. d. chem. Ges.*, 1886.
253. KOHL, *Untersuchungen über das Carotin und seine physiologische Bedeutung in der Pflanze*, Leipzig u. Berlin, 1902.
254. KOPP, *Geschichte der Chemie*, 1843.
255. KRANZLIN (1), *Anatomische und farbstoffanalytische Untersuchungen an panaschirten Pflanzen*, Berlin, 1908.
256. KRAUS, Zur Frage der Kohlensäurequellen Chlorophyllgrüner Pflanzen.
257. — *Flora*, 1875.
258. KREUSLER, Eine Methode für fortlaufende Messungen des Tageslichts und über deren Anwendbarkeit bei Pflanzenphys. (*Untersuchungen Landw. Jahrb.*, VII, 1878).
259. KUNDT, Ueber einige Beziehungen zwischen der Dispersion und Absorption des Lichtes (*Pogg. Annal.*, 1874).
260. KUSTER (W.), Physiologische Chemie (*Jahrb. Chem.*, Braunschweig, 1903 et 1904).
261. LAURENT (Em.), Stärkebildung aus Glycerin (*Bot. Zeit.*, XLIV, 1886).
262. — *Recherches expérimentales sur la formation d'amidon dans les plantes aux dépens de solutions organiques*, Bruxelles, 1888.
263. LAURENT (Em.) et MARCHAL, Recherches sur la synthèse des substances albuminoïdes par les végétaux (*Bull. de l'Acad. roy. de Belgique*, 1903, et *Bot. Centralbl.*, 1903).
264. LAURENT (J.), *Recherches sur la nutrition carbonée des plantes vertes* (thèse sciences nat., Paris, 1903).
265. LIEBEN, *Beiblätter z. d. Annal. d. Phys. u. Chemie*, 1895.
266. LIEBERMANN, *Ann. d. Chemie u. Pharmacie*, 1871.
267. LIEBIG, *Die Chemie in ihrer Anwendung auf Agricultur*, 1876, 9^e édit.
268. LOEW, Ueber den chemischen Character des lebenden Protoplasma (*Bot. Zeit.*, XLVIII, 1882).

(1) Je n'ai pas pu prendre connaissance de cet ouvrage qui vient de paraître.

269. LOEW und BOKORNY, Ueber die Aldehydnatur des lebenden Protoplasma (*Ber. d. d. chem. Ges.*, 1881).
270. LOEW, *Die Chemische Energie der lebenden Zellen*, München, 1899.
271. LOEW (O.), Spielt Wasserstoffsuperoxyd eine Rolle in der lebenden Zelle? (*Ber. d. d. chem. Ges.*, Berlin, XXXV, 1902).
272. LOEW und BOKORNY, *Die chemische Ursache des Lebens*, München, 1881.
273. LOMMEL, *Ann. d. chem. u. Phys.*, 1871, vol. CXLIV.
274. LORY, *Ann. des sc. natur.*, 3^e série, t. VIII.
275. LUTZ, Sur l'action exercée sur les végétaux par les composés azotés organiques à noyau benzénique (*C. R. Congrès Soc. sav.*, Paris, 1902 et 1903).
276. — Sur l'accumulation des nitrates dans les plantes parasites et saprophytes et sur l'insuffisance de la diphénylamine sulfurique comme réactif microchimique de ces substances (*Bull. Soc. bot. France*, février 1908).
- 276 bis. — Recherches sur la nutrition des végétaux à l'aide de substances azotées de nature organique (*Ann. Sc. natur.*, 1898).
277. MACAGNO, Recherches sur les fonctions des feuilles de la vigne (*C. R.*, 85, 1877).
278. MACAIRE (Prinsep), Mémoire sur la coloration automnale des feuilles (*Mém. de la Soc. de phys. et d'hist. nat. de Genève*, IV, 1828).
279. MACCHIATI, La Xantofillidrina (*Bot. Centralbl.*, XXIX, 1887).
280. — L'assimilazione contemporanea del carbonio, dell'idrogeno e dell'ossigeno e una speciale fermentazione promossa dall'attività vitale di una diastasi segregata dalle cellule continenti pigmenti chlorophyllici (*Bull. Soc. Bot. ital.*, Florence, 1901, et *Bot. Centralbl.*, XCIII).
281. — Sulla fotosintesi fuori dell'organismo e sul suo primo prodotto (*Bull. d. Soc. di natur.*, XVI, Naples, 1902, et *Bot. Centralbl.*, XCIII).
282. — Ancora sulla fotosintesi fuori dell'organismo (*Bull. Soc. bot. ital.*, Florence, 1902, et *Bot. Centralbl.*, XCIII).
283. — Replica alla critica del signor Dr G. Pollacci « Sulla fotosintesi fuori dell'organismo et sul suo primo prodotto » (*Bull. Soc. bot. ital.*, Florence, 1903).
284. — la Protosynthèse chlorophyllienne en dehors de l'organisme (*C. R.*, 1902 et *Rev. gén. bot.*, XV, 1903).
285. MALFITANO, les Matières amylacées étudiées à l'aide de nos connaissances sur l'état colloïdal (*C. R.*, CXLIII).
286. MALPIGHI, *Anatomes Plantarum Idea*, 1671.

287. MARCHLEWSKI, *Sitz. Ber. d. k. Akad. d. Wissen. in Krakau*, 1903, et *Bot. Centrabl.*, 1904.
288. — *Die Chemie des Chlorophylls*, Leipzig, 1895.
289. — Chlorophyll Hämoglobin und Lipochrome (*Hoppe-Seylers Zs. physiol. chem.*, Strassburg, XXXVIII, 1903).
290. MARIOTTE, Lettre à Lantin, 1679 (publiée dans les *Œuvres de Mariotte*, sous le titre « Sur le sujet des plantes », Leyde, 1717).
291. MATTAEI, Experimental researches on vegetable Assimilation and respiration III. On the effect of Temperature on carbon dioxide assim. (*Phil. Transact. Roy. Soc.*, London, 1904, et *Bot. Centrabl.*, t. XCVIII, 1905).
292. MAYER, Produktion von organischer Pflanzensubstanz bei Ausschluss der chemischen Lichtstrahlen (*Landw. Vers.*, IX, 1867).
293. — Ueber die Bedeutung der organischen Säuren in den Pflanzen (*Landw. Vers.*, 1875).
294. — Ueber Sauerstoffabscheidung aus Pflanzentheilen bei Abwesenheit von Kohlensäure (*Verhandl. d. Heidelberg. naturhistor. Ver.*, I, 1876).
295. — Ueber die Sauerstoffausscheidung einiger Crassulaceen (*Landw. Vers.*, XXI, 1878).
296. — Ueber den Einfluss der Kohlensäurevermehrung auf die gesamtproduktion des Pflanze (*Landw. Vers.* XXIV, 1880).
297. MAZÉ, l'Evolution du carbone et de l'azote dans le monde vivant (*Encycl. scientia*, Paris, 1899).
298. — Recherches sur les modes d'utilisation des aliments ternaires par les végétaux et les microbes (*Ann. Inst. Pasteur*, Paris, XVI, 1902).
299. — Sur la transformation des matières grasses en sucre dans les graines oléagineuses en voie de germination (*C. R.*, 134, 1902).
300. MENSCHUKINE et HARTNISKY, Action des aldéhydes sur la rosaniline (*C. R.*, LXI).
301. MER (E.), la Glycogénèse dans le règne végétal (*Bull. Soc. Bot. France*, XX, 1873).
302. — De la constitution et des fonctions des feuilles hivernales (*Bull. Soc. Bot. France*, XXIII, 1876).
303. MEYEN (F.), *Neues System der Pflanzenphysiologie*, Berlin, 1837-1838.
304. MEYER (Arthur), *Ann. Agrôn.*, t. XI.
305. MEYER et JACOBSON, *Lehrb. d. organ. Chem.*, 1893, vol. I.
306. MIRANDE, les Plantes phanérogames parasites et les nitrates (*C. R.*, 9 septembre 1907).
307. MIYAKÉ-KIUCHI, On the starch of evergreen leaves and its rela-

- tion to photosynthesis during the winter (*Bot. Gaz. Univ.*, Chicago, XXXIII, 1902).
308. MOISSAN, *Ann. sc. natur. Bot.*, t. VII.
309. MOLL, Ueber die Herkunft des Kohlenstoffs den Pflanzen (*Landw. Jahrb.* VI, 1877).
310. MONTEVERDE, *Die Absorptionsspectren des Chlorophylls*, 1893.
311. MORGEN, Ueber die Assimilationsprozess in der keimenden Kresse (*Lepidium sativum*) (*Bot. Zeit.*, 1877).
312. MORI, Dei prodotti che si formano nell'atto del l'assimilazione nelle piante (*Nuov. Giorn. Bot. ital.*, XIV, 1882, et *Bot. Centr.*, X, 1882).
313. — Della assimilazione della piante (*Bot. Centr.*, X, 1882).
314. MORKOWINE, Recherches sur l'influence des anesthésiques sur la respiration des plantes (*Rev. génér. bot.*, t. II, 1899).
315. MOROT, Recherches sur la coloration des végétaux (*Ann. des sc. natur.*, 3^e série, XIII, 1849).
316. MULDER, Ueber das Chlorophyll (*Journ. f. pract. Chemie*, XXXIII, 1844).
317. MULLER, Untersuchungen über die Sauerstoffausscheidung der grünen Pflanzen im Sonnenlicht (*Bot. Unters.*, I, n° 1, Heidelberg, 1871).
318. MUSSET, Fonction chlorophyllienne du *Drosera rotundifolia* (*C. R.*, 97, 1883).
319. NAGAMATZ, *Arb. d. d. bot. Inst.*, Würzburg, 1888.
320. NASTUKOFF, Action du benzol sur la formaldéhyde (*Journ. rouskavo physico-chimitcheskavo Obchtchevtva*, XXXV, 1903).
321. NENCKIJ, Sur les problèmes de la chimie biologique (*Ibid.*, XXXIV, 1902).
322. NENCKIJ et MARCHLEWSKI, Contribution à l'étude de la nature chimique de la chlorophylle. L'obtention de l'hémopyrrol de la phyllocyanine (*Arch. Soc. biol. Et-Pétersb.*, IX, 1902).
323. NOGIER, *la Lumière et la Vie* (thèse doct. médecine, Lyon, 1904).
324. OSANN, Einige Bemerkungen über Fluorescenz (*Poggend Annal*, XCIV, 1855).
325. — Beitrag zur Lehre von der Fluorescenz (*Poggend Annal*, XCVII, 1856).
326. OSTWALC, *Lehrb. d. allgem. Chemie*, 1893.
327. PALLADINE (W.), Influence de la lumière sur la formation des substances azotées vivantes dans les tissus des végétaux (*C. R.*, 1899).
328. PANTANELLI (E.), Studi sull'albinismo nel regno vegetale (*Malpighia*, 1903, 1904).
329. PAUL (Theodor), Die Bedeutung der Ionentheorie für die physiologische Chemie (*Verh. Ges. d. natf.*, Leipzig, LXXIII, 1901, 1902).

330. PÉCHOUTRE, *Rev. gén. des sciences*, XV, 1904.
331. PELLETIER et CAVENTOU, Sur la matière verte des feuilles (*Journ. de Pharm.*, III, 1817).
332. PEYROU, Contribution à l'étude de l'ozone atmosphérique (*C. R.*, 119, 1894).
333. PFEFFER, Untersuchungen über die Wirkung farbigen Lichtes auf die Zersetzung der Kohlensäure in den Pflanzen (*Arb. a. d. bot. Inst. in Würzburg*, I, 1871).
334. — Die Produktion organischer Substanz in der Pflanze (*Landw. Jahrb.*, III, 1874).
335. — *Bot. Zeit.*, 1872.
336. — *Pflanzenphysiologie*, 1897.
337. PICK, Beiträge zur Kenntniss des assimilirenden Gewebes armlaubiger Pflanzen (Inaug. Diss., Bonn, 1881).
338. — Über die Bedeutung des rothen Farbstoffes bei den Phanerogamen und die Beziehungen desselben zur Starkewanderung (*Bot. Centralbl.*, XVI, 1883).
339. POLLACCI (Gino), Intorno alla presenza dell' aldeide formica nei vegetali (*Atti del R. istituto bot. dell'Università di Pavia*, VI, 1899).
340. — Intorno all'assimilazione clorofilliana delle piante. Memoria I (*Atti del R. Ist. bot. d. univ. di Pavia*, vol. VII, 1902, et *Memoria*, II, vol. VIII, 1904).
341. — A proposito di una Recenzione del signor Czapek del mio lavoro « Intorno all' assimilazione clorofilliana » (*Atti del R. Ist. bot. univ. Pavia*, vol. VII, 1902).
342. — Intorno all'emissione di idrogeno libero e di idrogeno carbonata dalle parti verdi della pianta (*Ibid.*, vol. VII, 1901).
343. — Poche parole al Prof. Macchiati a proposito delle sue esperienze intorno alla fotosintesi fuori dell'organismo e sul suo primo prodotto (*Bull. Soc. Bot. Ital.*, 1903, et *Bot. Centralbl.*, 1904).
344. — Riposta alla nota del Prof. Fiori intitolata « Intorno ad una nuova ipotesi sull'assimilazione del carbonio » (*Bull. Soc. bot. ital.*, 1903, et *Bot. Centralbl.*, XCVI, 1904).
345. — Elettricità e vegetazione. Influenza dell'elettricità sull'assimilazione clorofilliana (*Bot. Centralbl.*, 1905).
346. POSTERNAK, *Ann. Agron.*, t. XXVI.
347. — Sur la matière phosphoorganique de réserve des plantes à chlorophylle (*C. R.*, 137, 1903).
348. — Sur les propriétés et la composition chimique de la matière phosphoorganique de réserve des plantes à chlorophylle (*C. R.*, 137, 1903).
349. POULSEN (V.-A.), *Microchimie végétale*, trad. par Lachmann.

350. PRIESTLEY, Expériences et observations sur différentes espèces d'air (*Philos. Transact.*, 1772).
351. PRIESTLEY, *Experiments and observations relating to various branches of natural Philosophy; with a continuation of the observations on air*, 1781.
352. PRILLIEUX, *C. R.*, 1874.
353. PRINGSHEIM, Untersuchungen über das Chlorophyll (*Monatsber. d. Berlin. Akad.*, 1879).
354. — Remarques sur la chlorophylle (*C. R.*, 90, 1880).
355. — Untersuchungen über das Chlorophyll (*Monatsber. d. Berl. Akad.*, 1881).
356. — Untersuchungen über Lichtwirkung und Chlorophyllfunktion in der Pflanze (*Pringsh. Jahrb.*, XII, 1881).
357. — Über die primären Wirkungen des Lichtes auf die Vegetation (*Monatsber. d. Berlin. Akad.*, 1881).
358. — Über die vermeintliche Zersetzung der Kohlensäure durch den Chlorophyllfarbstoff (*Sitzungsber. d. Akad. d. Wiss. zu Berlin*, XXXVIII).
359. RAULIN, *Etudes chimiques sur la végétation* (thèse sciences, Paris, 1870).
360. RAY (John), *Historia Plantarum*, 1693.
361. REGNARD, *C. R. Soc. Biol.*, 1883 et 1885.
362. REINHARD und SUSCHKOFF, Beiträge zur Stärkebildung in der Pflanze (*Bot. Centralbl. Beihefte*, XVIII, 1904).
363. REINKE, Pflanzenphys. Mittheilungen. Die Assimilation der Nährstoffe (*Wiener Obst. und Gartenzeit*, 1877).
364. — *Ann. Agron.*, t. VIII.
365. — Ueber aldehydartige Substanzen in chlorophyllhaltigen Pflanzenzellen (*Ber. d. d. chem. Ges.*, XIV, 1881).
366. — Studien über das Protoplasma. Der Prozess der Kohlenstoffassimilation im Chlorophyllhaltigen Protoplasma (*Unters. aus. dem bot. Labor. in Göttingen*, II, 1881).
367. — Theoretisches zum Assimilationsproblem (*Bot. Zeit.*, 1882).
368. — Untersuchungen über die Einwirkung des Lichtes auf die Sauerstoffausscheidung der Pflanzen (*Bot. Zeit.*, 1883, et 1884).
369. — Die optischen Erscheinungen der grünen Gewebe und ihre Beziehungen zur Assimilation des Kohlenstoffs (*Ber. d. d. bot. Ges.*, I, 1883).
370. REINKE und KRAETZSCHMAR, Ueber das Vorkommen und die Verbreitung flüchtiger reducirender Substanzen in Pflanzenreiche (*Göttingen Bot. Gart. Heft III*, 1883).
371. REINKE und BRAUNMULLER, Untersuchungen über den Einfluss des

- Lichtes auf den Gehalt grüner Blätter an Aldehyden (*Ber. d. d. bot. Ges.*, XVII, 1899).
372. RICHTER, Etude sur la protosynthèse et sur l'absorption par la feuille verte des rayons de différentes longueurs d'onde (*Rev. gén. bot.*, XIV, 1902).
373. RICÔME, Action de la lumière sur les plantes préalablement étio-
lées (*Rev. gén. bot.*, XIV, 1902).
374. RIES (Ch.), Elektrizitätserzeugung in Pflanzen (*Physik. Zs.*, Leip-
zig, III, 1902).
375. ROCLEDER, *Phytochemie*, Leipzig, 1854.
376. RISLER, *Jahresb. d. Chem.*, 1859.
377. ROGALSKI, *Rôle de la chlorophylle dans l'assimilation* (Inaug.
Diss., Krakau, 1879).
378. — Analyse de chlorophylle (*C. R.*, 90, 1880).
379. ROSANOFF, Notice sur le pigment rouge des floridées et son rôle
physiologique (*Ann. sc. natur.*, 5^e série, IV, 1865, et *C.*
R., 62, 1866).
380. ROSENTHALER, *Grundzüge der chemischen Pflanzenuntersuchung*
Berlin, 1904.
381. ROSSIGNON, Recherches sur la formation et les fonctions de la chlo-
rophyll (*C. R.*, XV, 1847).
382. ROUX, *C. R.*, t. CXL, et *Bull. Soc. Chim.*, 3^e série, t. XXXIII.
383. SACHS, *Histoire de la botanique* (traduit par H. de Varigny, Pa-
ris, 1892).
384. — *Physiologie végétale*, 1868.
385. — Microchemische Untersuchungen (*Flora*, 1862).
386. — Ueber den Einfluss des Lichtes auf die Bildung des Amy-
lums in den Chlorophyllkörnern (*Bot. Zeit.*, 1862).
387. — *Bot. Zeit.*, 1863, 1864, 1865.
388. — *Handbuch der Experimentalphysiologie der Pflanzen*, Leip-
zig, 1865.
389. SACHSSE, *Die Chemie und Physiologie der Farbstoffe, Kohlenhy-
drate und Proteinsubstanzen*, Leipzig, 1877.
390. — Ueber eine neue Reaktion des Chlorophylls (*Sitzungsber. d.*
naturf. Ges. zu Leipzig, 1877).
391. — *Phytochemische Untersuchungen*, Leipzig, 1880.
392. — Ueber einen neuen Farbstoff aus Chlorophyll (*Chem. Centr.*,
1884).
393. — Einige Bemerkungen über das Chlorophyll (*Chem. Centr.*,
1884).
394. DE SAUSSURE (Th.), *Recherches chimiques sur la végétation*, 1804.
395. SCHEEL (Max), *Pflanzenphysiologische Untersuchungen* (Diss.,
Kiel, 1902).
396. SCHIFF, Action de l'aniline sur l'aldéhyde (*Bul. Soc. Chim.*, Pa-
ris, t. II).

397. SCHIMPER, Ueber Bildung und standerung der Kohlhydrate in den Laubblättern (*Bot. Zeit.*, 1885).
398. SCHLÆSING, Sur les échanges gazeux d'acide carbonique et d'oxygène entre les plantes et l'atmosphère (*Ann. Inst. Pasteur*, VII).
399. SCHMIDT, *Ueber einige Wirkungen des Lichts auf Pflanzen* (Diss., Breslau, 1870).
400. SCHNEIDER (A.), The probable Function of Calcium oxalate crystals in Plants (*Bot. Gaz. Univ. Chicago*, III, XXXII, 1901).
401. SCHÖNN, Ueber die Absorptionsstreifen des Blattgrüns (*Poggend. Annal.*, 145, 1872).
402. SCHUNCK, On the constitution of Chlorophyll (*Transact. Roy. Soc.* 1883).
403. — Contributions to the Chemistry of chlorophyll (*Proc. Roy. Soc.*, 1886).
404. SCHUNCK et MARCHLEWSKY, *Proc. Roy. Soc.*, 1895.
405. SCHUNCK, The xanthophyll group of yellow colouring matters (*Proc. Roy. Soc.*, 1903, et *Bot. Centralbl.*, 1904).
406. SCHUTZENBERGER et QUINQUAUD, Sur la respiration des végétaux aquatiques immergés (*C. R.*, 77, 1873).
407. SCHUTZENBERGER, *Traité de chimie générale*, Paris, 1880.
408. SENEBIER, *Mémoires physico-chimiques sur l'influence de la lumière solaire pour modifier les êtres des trois règnes de la nature, et surtout ceux du règne végétal*, Genève, 1782.
409. — *Recherches sur l'influence de la lumière solaire pour métamorphoser l'air fixe en air pur par la végétation*, Genève, 1783.
410. — *Expériences sur l'action de la lumière solaire dans la végétation*, Genève, 1788.
411. — *Physiologie végétale*, Genève, 1800.
412. — *Rapports de l'air avec les êtres organisés*, Genève, 1807.
413. SENFT, Ueber den mikrochemischen Zuckernachweis durch essigsaures Phenylhydrazin (*Wien. Sitz. Ber. Akad.*, CXIII, 1904).
414. SHENTON, Photo-synthetis (*Manchester. Trans. Microsc. Soc.*, 1902, 54).
415. SORBY (H.-C.), On the colouring matter associated with chlorophyll (*Journ. of Botany british and foreign*, V, 1876).
416. SPRENGEL (C.), *Bodenkunde*, 1837.
417. — *Die Lehre vom Dünger*, 1839.
418. STAHL, *Bot. Zeit.*, 1880.
419. STENGER, Bandes d'absorption de la chlorophylle (*Ann. Agron.*, XIII, 175).
420. STOKES, On the supposed identity of biliverdin with chlorophyll

- with remarks on the constitution of chlorophyll (*Proc. Roy. Soc.*, XIII, 1864).
421. STOKES, Biliverdin und Chlorophyll (*Chem. Centrabl.*, 1865).
422. SYNIEWSKI, Ueber die Einwirkung von Formaldehyd auf Stärke und über eine Iodverbindung des Amylodextrins (*Liebig's Ann. Chem.*, Leipzig, 324, 1902).
423. THÉVENON, Sur un nouveau procédé de recherche de la formaldéhyde (*Journ. des intérêts scient., prat. et moraux des pharm.*, septembre 1905).
424. THOMPSON, Experiments of the production of dephlogisticated air from water with various substances (*Philos. Transact.*, 1787, I).
425. TIMIRIAZEFF, Ueber eine neue Reaktion des Chlorophylls (*Arb. d. St-Petersb. Ges. d. Naturforscher*, V, 1874).
426. — Ueber die Wirkung des Lichtes bei der Assimilation der Kohlensäure durch die Pflanzen (*Arb. d. St-Petersb. Ges. d. Naturf.*, 1875).
427. — *C. R.*, t. CII.
428. — Appareat für quantitative Analyse des Chlorophylls (*Red. u. Protok. d. 6^{en} Vers. russisch. Naturf. u. Aerzte in St-Petersb.*, 1879).
429. — Absorptionsspektrum d. Chlorophyll (*Ber. d. d. chem. Ges.*, V, 1879).
430. — Ueber die Menge der vom Chlorophyll geleisteten nützlichen Arbeit (*Arb. d. St-Petersb. Naturf. Ges.*, XIII, 1884, et *Bot. Centrabl.*, 1884).
431. — Welche Strahlen verursachen die Kohlensäurezersetzung der Pflanze ? (*Arb. d. P. N. G.*, XIII, 1884, et *Bot. Centralbl.*, 1884).
432. — Die Sonnenenergie und das Chlorophyll (*Bot. Centralbl.*, XVII, 1884).
433. — Etat actuel de nos connaissances sur la fonction chlorophyllienne (*Ann. sc. natur.*, 7^e série, 1885, II).
434. — Rapport entre les propriétés optiques de la chlorophylle et la décomposition de CO² (*Ann. sc. natur.*, 7^e série, 1885).
435. — Enregistrement photographique de la fonction chlorophyllienne par la plante vivante (*C. R.*, 110, 1890).
436. — The cosmical function of the green plant (*Proc. Roy. Soc.*, London, 1903, et *Bot. Centralbl.*, 1904).
437. TOMPA (A.), Beiträge zur pflanzlichen Elektrizität (*Bot. Centralbl. Beihefte*, XII, 1902).
438. TRÉCUL, Changement de couleur de la chlorophylle, son passage à la couleur bleue et à la couleur rouge ou orangée (*C. R.*, 84, 1877).
439. — De la chlorophylle cristallisée (*C. R.*, 89, 1879).

440. TREUB (M.), Sur le rôle de l'acide cyanhydrique dans les plantes vertes (*Ann. Jard. Bot. Buitenzorg*, série 2, 4, 1904).
441. TREVIRANUS, *Physiologie der Gewächse*, Bonn, 1835.
442. TRILLAT, Analyse quantitative et qualitative de la formaldéhyde (*C. R.*, 116, 1893).
443. TSCHIRCH (A.), *Untersuchungen über das Chlorophyll*, Berlin, 1884; Verlag, Parey.
444. TSVETT (M.), Sur la pluralité des chlorophyllines et sur les mé-tachlorophyllines (*C. R.*, 132, 1901).
445. USHER and PRIESTLEY, The mechanism of carbon assimilation in green plants (*Proc. roy. Soc.*, B, 77).
446. — The mechanism of carbon assimilation in green plants; the photolytic. Decomposition of Carbon Dioxide in vitro (*Proc. roy. Soc.*, B, 78).
447. VAHLENBERG, *De sedibus materiæ immixtæ*, 1806.
448. VANINO (L.) u. SEITTER (E.), Zur quantitative Bestimmung der Formaldéhyds (*Zs. anal. chem.*, Wiesbaden, XL, 1901).
449. VAN TIEGHEM, *Bull. Soc. Bot. France*, 1886.
450. — *Traité de botanique*, Paris, 1889.
451. — *C. R.*, 1869.
452. VERDEIL, Recherches sur la matière colorante verte des plantes (*C. R.*, 33, 1851).
453. VINES (Sidney), On the chemical aspect of vegetable physiology (*Journ. of the chem. Soc.*, XXXIII, 1878).
454. — Chlorophyll (*Nature*, 1879 et 1881).
455. VOGEL, *Ber. d. d. bot. Ges.*, 1878.
456. DE VRIES (H.), Ueber A Mayer's vermeintliche Entdeckung eines Uebergangsgliedes zwischen Kohlensäure und Starke bei der Assimilation der Pflanzen (*Landw. Jahrb.*, V, 1876).
457. WEBER, Ueber spezifische Assimilationsenergie (*Arb. aus. d. bot. Instit. in Würzburg*, II, 1879).
458. WEISS, Ueber die Entwicklung von Gasen aus abgestorbenen Pflanzentheilen (*Sitzungsber. d. Wiener Akad.*, LIV, 1866).
459. WENT, Ueber den einfluss des Lichtes auf die Entstehung des Carotines und auf die Zersetzung der Enzyme (*Rec. Trav. bot. néerlandais*, I, 1904, et *Bot. Centralbl.*, 1904).
460. WEYL, Ueber den Einfluss chemischer agentien auf die Assimilations grösse grüner Pflanzen (*Sitzungsber. d. phys. med. Soc. zu Erlangen*, 1881).
461. WIESNER, Notiz über die Strahlen des Lichtes welche das xanthophyll der Pflanze zerlegen (*Poggend. Annal*, 153, 1874).
462. — Bemerkungen über die Natur der Hypochlorins (*Bot. Centr.*, X, 1882).
463. WILLSTATTER (R.-I.), Ueber eine Methode der Trennung und Bes-

- timmung von Chlorophyllderivaten. Zur Kenntniss der Zusammensetzung (*Annalen der Chemie*, Bd. 350, 1906).
464. WINOGRADOFF, *Ann. de l'Inst. Pasteur*, 1890.
465. WOLFF (Christian), *Allerhand nützliche Versuche*, 1721.
466. WOLFF, *Vernünfftige Gedanken von den Wirkungen der Natur*, Halle, 1723.
467. WOLLHEIM, Sur la chlorophylle (*Ann. Agron.*, XIV).
468. WOODWARD, *Philosophical Transactions*, 1699, vol. XXI.
469. WURSTER, Sur quelques réactifs très sensibles de l'oxygène actif (*Bull. Soc. Chim.*, nouv. série, XLVII, 1887).
470. ZALESKI, Beiträge zur Kenntniss der Eiweissbildung in der Pflanzen (*Ber. d. d. bot. Ges.*, XIX, 1901).
471. — Beiträge zur Verwandlung der Eiweissphosphors in den Pflanzen (*Ber. d. d. bot. Ges.*, XX, 1902).
472. ZIMMERMANN, Ueber die Chromatophoren in panachirten Blättern (*Ber. d. d. bot. Ges.*, 1890).
473. — *Die botanische Mikrotechnik*, Tübingen, 1892.
474. ZWER (A.), Die Assimilation und der Stoffwechsel der Pflanzen (*Jahresber. d. Obergymnas. zu Temesvar*, 1877-1878).
-

TABLE DES MATIÈRES

INTRODUCTION	1
HISTORIQUE	7
CHAPITRE PREMIER. — Théories et hypothèses modernes.	43
Hypothèses du premier groupe	46
Hypothèses du deuxième groupe	48
CHAPITRE II. — Les échanges gazeux	54
Nécessité de la chlorophyle	63
Végétaux panachés de blanc. — Autoparasitisme	65
CHAPITRE III. — Passage de la lumière à l'obscurité. — Rémanence et latence	91
CHAPITRE IV. — Présence du méthanal	105
Application aux végétaux	112
CHAPITRE V. — Considérations générales sur l'ensemble des phéno- mènes photochlorophylliens	121
CONCLUSIONS.	133
BIBLIOGRAPHIE	137

SECONDE THÈSE

PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ

1^o ZOOLOGIE. — *Le phototropisme animal.*

2^o GÉOLOGIE. — *Formations miocènes du Bassin
du Rhône.*

Lu et accepté :

Les Membres du Jury,

GÉRARD, DUBOIS,
RICHE.

Vu et approuvé :

Le Doyen

de la Faculté des Sciences,
C. DEPÉRET.

Vu et permis d'imprimer :

Lyon, le 7 Juillet 1908,

Le Recteur,

P. JOUBIN.

